N° d'Ordre : 14

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE BESANÇON

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Yvette COURTOT
Maître-Assistant à la Faculté des Sciences de Besançon

PREMIÈRE THÈSE. — **RECHERCHES SUR LA MORPHOLOGIE, L'ANATOMIE, LA CROISSANCE ET LES MOUVEMENTS RÉVOLUTIFS DE DEUX LILIACÉES :**

BULBINE ANNUA* et *ASPARAGUS MEDEOLOIDES

DEUXIÈME THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 20 mars 1965, devant la Commission d'Examen

MM. A. TRONCHET *Président*
A. QUANTIN } *Examinateurs*
Mlle G. LEGRAND }

N° d'Ordre : 14

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE BESANÇON

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Yvette COURTOT

Maître-Assistant à la Faculté des Sciences de Besançon

PREMIÈRE THÈSE. — **RECHERCHES SUR LA MORPHOLOGIE, L'ANATOMIE, LA CROISSANCE ET LES MOUVEMENTS RÉVOLUTIFS DE DEUX LILIACÉES :**

BULBINE ANNUA* et *ASPARAGUS MEDEOLOIDES

DEUXIÈME THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 20 mars 1965, devant la Commission d'Examen

MM. A. TRONCHET *Président*
A. QUANTIN } *Examinateurs*
Mlle G. LEGRAND }

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

UNIVERSITÉ DE BESANÇON

FACULTÉ DES SCIENCES

Doyen Honoraire : M. GLANGEAUD.

Professeurs Honoraires : MM. BAILLAUD R., DUFFIEUX, THIRY, TRILLAT, UEBERSFELD, VINCENSINI.

Maître de Conférences Honoraire : M. GRANIER.

Doyen	M.	JACQUEMAIN	: Chimie Appliquée
Assesseur	M.	MESNAGE	: Chronométrie
Professeurs	MM.	TRONCHET	: Botanique
		CHATELET	: Mathématiques
		PERROT	: Chimie générale
		DREYFUSS	: Géologie Minéralogie
		THÉOBALD N.	: Paléontologie et géologie stratigraphique
		CROISOT	: Méthodes mathématiques de la Physique
		QUANTIN	: Botanique
		NAHON	: Mécanique générale
		CHALEAT	: Mécanique Appliquée
		BERNARD	: Chimie-Physique
		RIPPLINGER	: Physiologie animale
		RIGAL	: Calcul Numérique
		VIENOT	: Physique
	Mme	ROZIS	: Physique
	MM.	THIÉBAUT	: Géologie Minéralogie
		GOMOT	: Zoologie
		PLUVINAGE	: Physique Théorique
		ARBEY	: Astronomie
Professeur associé	M.	DEFIX	: Mécanique Appliquée
Professeurs sans chaire	MM.	POTIER	: Physique des Solides
		DEVIN	: Chimie Générale
		MOTCHANE	: Electronique
		VALLÉE	: Mathématiques Appliquées
		RÉAL	: Zoologie
	Mlle	LEGRAND	: Botanique
Maîtres de Conférences	MM.	GOUARNE	: Mathématiques
		THÉOBALD J.G.	: Physique
		CERUTTI	: Chimie Appliquée
		RÉMOND	: Chargé d'Ens. Maîtrise de Conf. de Chronométrie
		BONNEAU	: Chargé d'Ens. Maîtrise de Conf. d'Astronomie
		GUERIN	Chargé d'Ens. Maîtrise de Conf. de Mathématiques
Conseiller Administratif universitaire	M.	LAMBERT.	

A mon Maître, le Professeur A. TRONCHET

A la mémoire de ma mère

A mon père

en témoignage de reconnaissance

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS 5

INTRODUCTION 5

PREMIÈRE PARTIE. — *Les Plantules* 7

CH. I — Etude morphologique des plantules de *Bulbine annua* et d'*Asparagus medeoloides* 7

CH. II — Plantules tératologiques d'*Asparagus medeoloides* 11

DEUXIÈME PARTIE. — *Croissance et développement du* Bulbine annua *et de l'*Asparagus medeoloides *Action de l'acide gibbérellique* 14

CH. III — Historique 14

CH. IV — Matériel et conditions expérimentales 16

CH. V — Etude de la croissance du *Bulbine annua* et des modifications provoquées par un traitement gibbérellique 17

CH. VI — Etude biométrique de la croissance de l'*Asparagus medeoloides* et des modifications induites par le traitement gibbérellique 19

CH. VII — Modifications morphologiques et anatomiques provoquées chez l'*Asparagus medeoloides* par un traitement gibbérellique 27

TROISIÈME PARTIE. — *Influence de la lumière sur le développement de l'*Asparagus medeoloides 33

CH. VIII — Historique 33

CH. IX — Matériel et conditions expérimentales 35

CH. X — Etude biométrique de la croissance de l'*Asparagus medeoloides* sous différents éclairements 37

CH. XI — Variations morphologiques et anatomiques provoquées chez l'*Asparagus medeoloides* par différents éclairements 47

QUATRIÈME PARTIE. — *Les cladodes de l'*Asparagus medeoloides 53

CH. XII — Historique 53

CH. XIII — Observations personnelles sur les cladodes de l'*Asparagus medeoloides* et essai d'interprétation 55

CINQUIÈME PARTIE. — *Les mouvements révolutifs* 62

CH. XIV — Historique 62

CH. XV — Méthodes d'observation et d'analyse des mouvements révolutifs 65

CH. XVI — Mouvements révolutifs de la première feuille assimilatrice du *Bulbine annua* 68

CH. XVII — Morphologie et anatomie des tiges volubiles de l'*Asparagus medeoloides*. Comparaison avec la structure des tiges non volubiles 73

CH. XVIII — Les mouvements révolutifs de la tige de l'*Asparagus medeoloides* 80

RÉCAPITULATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS 87

BIBLIOGRAPHIE 90

TABLE DES MATIÈRES 98

AVANT-PROPOS

Ce travail a été réalisé au Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Besançon. En m'accueillant dans son Service, Monsieur le Professeur TRONCHET *a facilité mes débuts dans l'Enseignement Supérieur et c'est à lui que je dois l'orientation de mes recherches. Je ne saurais oublier les bons conseils qu'il n'a cessé de me prodiguer, ni la grande bienveillance avec laquelle il s'est préoccupé de ma carrière universitaire. Qu'il me soit permis de lui adresser mes très respectueux remerciements.*

Monsieur le Professeur TRONCHET *a relu avec le plus grand soin le manuscrit de ce mémoire et, tout en respectant le caractère personnel de ce travail, il m'a suggéré certaines améliorations. Enfin, il a bien voulu accepter de présider mon Jury de thèse et je lui en exprime ma très vive et très respectueuse gratitude.*

Monsieur le Professeur QUANTIN, *qui a bien voulu examiner mon travail et faire partie de mon Jury, s'est toujours intéressé à mes recherches avec une bienveillante compréhension. J'ai pu apprécier en maintes occasions son cordial appui et c'est pour moi un agréable devoir de lui témoigner ma bien respectueuse reconnaissance pour ses précieux encouragements.*

Je tiens à exprimer toute ma gratitude à Mademoiselle LEGRAND, *Maître de Conférences, pour l'intérêt qu'elle a bien voulu m'accorder en acceptant d'être Membre de mon Jury.*

Je n'aurais garde d'oublier les fructueuses conversations que j'ai eues avec Monsieur L. BAILLAUD, *actuellement Professeur à la Faculté des Sciences de Clermont-Ferrand, ni la constante sollicitude de Madame* TRONCHET, *Chargé de Recherches au CNRS.*

J'ai toujours trouvé auprès de tous mes collègues, Maître-Assistant et Assistants un amical soutien et de sincères encouragements. Il m'est agréable de remercier plus spécialement, Messieurs J.P. PERNEY *et* B. MILLET, *Assistants agrégés, pour le concours qu'ils m'ont apporté dans la réalisation matérielle de ce mémoire. Qu'ils trouvent ici l'expression de ma profonde et affectueuse gratitude.*

Je tiens à remercier aussi très vivement Madame BESNARD, *Biologiste-adjointe au CNRS, qui, malgré de nombreux soucis personnels, a bien voulu m'apporter une aide particulièrement compétente et efficace.*

INTRODUCTION

Les Liliacées occupent parmi les Monocotylédones une place importante ; les plantes de cette famille sont répandues dans le monde entier et si elles existent dans les régions tempérées, elles sont particulièrement abondantes dans les régions méditerranéennes et tropicales. Au point de vue floral, elles représentent le type d'organisation le plus parfait des Monocotylédones et selon Van TIEGHEM (1884) « par l'ensemble de leurs caractères, les Liliacées occupent le sommet des Monocotylédones ». Cette famille, qui compte environ 4 000 espèces réparties en 250 genres, est connue avec certitude depuis le crétacé supérieur (EMBERGER, 1960).

On est frappé, à première vue, par la grande diversité de l'appareil végétatif. On trouve en effet, chez les Liliacées, des plantes annuelles, des plantes vivaces par un rhizome ou un bulbe, des arbrisseaux, des plantes grimpantes ou arborescentes. Cette hétérogénéité a d'ailleurs amené les systématiciens à subdiviser cette famille en nombreuses sous-familles et en tribus. D'après ENGLER et PRANTL (1888) dans « *Die natürlichen Pflanzenfamilien* », les Liliacées sont divisées en onze sous-familles. C'est cette classification qui nous a servi de base pour situer les espèces que nous avons choisies.

Dans ce travail nous avons étudié la morphologie, l'anatomie, la croissance et les mouvements de deux Liliacées originaires du Cap : *Bulbine annua* et *Asparagus medeoloides*.

1° *Bulbine annua* Willd est une des rares Liliacées annuelles. Elle montre à l'état adulte des feuilles nombreuses étroites, un peu charnues, disposées en rosettes basilaires. La hampe florale se termine par

une grappe de fleurs jaunes et le fruit est une capsule. Cette plante appartient à la sous-famille des *Asphodeloideae*, à la tribu des *Asphodeleae* et à la sous-tribu des *Anthericinae*.

2° *Asparagus medeoloides* Thumb = *Asparagus asparagoides* Willd = *Myrsiphyllum Asparagoides* Willd = *Medeola Asparagoides* L. Cette plante, comme la précédente, est originaire du Cap. C'est une Liliacée herbacée, vivace par un rhizome. Certaines de ses tiges aériennes sont grêles et volubiles et peuvent atteindre 1,50 m à 2 m de longueur. Les tiges (aériennes) portent des cladodes alternes, sessiles, cordiformes et persistants. Les fleurs sont petites, blanches ou verdâtres et le fruit est une baie. Cette espèce appartient à la sous-famille des *Asparagoideae* et à la tribu des *Asparageae*.

L'*Asparagus medeoloides* est cultivé comme plante ornementale pour ses tiges qui s'enroulent autour des tuteurs en produisant de véritables guirlandes naturelles. Nous rappellerons à ce propos une petite anecdote historique. Lorsque le Tsar Nicolas II et la Tsarine Alexandra Feodorovna sont venus à Paris en 1896, la grande salle des glaces du Palais de Versailles ainsi que les appartements mis à la disposition des souverains étaient décorés par 1 500 m de tiges de cette asperge.

On peut a priori s'étonner du choix de ces deux espèces qui appartiennent à des sous-familles différentes. L'analyse des mouvements révolutifs de la première feuille assimilatrice du *Bulbine annua* et des tiges volubiles de l'*Asparagus medeoloides* nous a conduit à étudier plus en détail le développement de ces deux Liliacées.

Le présent mémoire est divisé en cinq parties. Dans la première partie, nous étudions la morphologie des plantules de l'*Asparagus medeoloides* et du *Bulbine annua*, qui, bien que présentant le même type de germination, ont cependant un comportement différent dans leur développement ultérieur. Nous donnons également des descriptions de quelques plantules tératologiques que nous avons eu l'occasion d'observer au cours de nos recherches.

La deuxième partie est consacrée à l'étude de la croissance et du développement des deux espèces ainsi qu'à l'action éventuelle de l'acide gibbérellique. La présence chez l'*Asparagus medeoloides* de tiges dressées et de tiges volubiles nous a permis de comparer les caractères de la croissance dans les deux sortes de rameaux. La croissance en longueur de la première feuille végétative de *Bulbine annua* et celle de la tige principale de l'*Asparagus medeoloides* est étudiée chez des plantes témoins et chez des plantes gibbérellinées. Nous envisageons ensuite les modifications morphologiques et anatomiques provoquées, chez les deux plantes, par le traitement gibbérellique.

La troisième partie se rapporte à l'influence de la lumière sur le développement de l'*Asparagus medeoloides ;* nous passons en revue les effets des différents éclairements utilisés, sur la croissance en longueur de la tige principale, sur la morphologie et l'anatomie de cette espèce.

La quatrième partie est une sorte de mise au point du problème posé par les cladodes de l'*Asparagus medeoloides*. Depuis longtemps, la présence de ces formations particulières chez les *Asparageae* a suscité de nombreuses théories contradictoires. Nous nous sommes efforcé de récapituler ces différentes opinions et, en nous appuyant sur nos observations personnelles, nous avons essayé de discuter la valeur des interprétations proposées.

Dans la cinquième et dernière partie, nous étudions les mouvements révolutifs présentés par la première feuille assimilatrice du *Bulbine annua* d'une part, et par les tiges volubiles de l'*Asparagus medeoloides* d'autre part. Pour cette espèce, nous insistons plus spécialement sur la morphologie et la structure anatomique particulière des organes volubiles.

Enfin, les résultats les plus importants et nos conclusions sont exposés dans une récapitulation générale.

La présentation de notre travail peut à première vue surprendre le lecteur. La diversité des problèmes envisagés (morphologie, anatomie, croissance, effet de l'acide gibbérellique, influence de la lumière, mouvements révolutifs) nous a conduit à renoncer à faire un historique général, situé au début du mémoire, et nous avons préféré introduire dans chaque partie ou parfois même dans chaque chapitre un historique succinct, se rapportant directement à la question soulevée.

On peut également reprocher à notre texte de ne pas comporter une étude d'égale importance pour les deux espèces de Liliacées que nous avons choisies. Si le *Bulbine annua* nous a fourni des résultats abondants pour les mouvements révolutifs de la première feuille assimilatrice, il s'est révélé assez décevant dans les autres recherches que nous avons faites. Par contre, l'*Asparagus medeoloides* avec sa morphologie particulière (présence de tiges volubiles et non volubiles munies de cladodes) se prêtait davantage à des expériences fructueuses et les nombreux résultats obtenus expliquent la part plus grande que cette espèce occupe dans notre mémoire.

PREMIÈRE PARTIE

LES PLANTULES

Nous commencerons l'étude du développement du *Bulbine annua* et de l'*Asparagus medeoloides* par la description des plantules de ces deux espèces. A notre connaissance, ces plantules n'ont pas fait l'objet de recherches particulières et la bibliographie ne nous a fourni que des renseignements généraux sur les premiers stades de développement des Liliacées (LUBBOCK 1892, NETOLITZKY 1926).

CHAPITRE I

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DES PLANTULES DU *BULBINE ANNUA* ET DE L'*ASPARAGUS MEDEOLOIDES*

Avant d'exposer nos observations personnelles sur les plantules du *Bulbine annua* et de l'*Asparagus medeoloides*, il nous a paru nécessaire de rappeler au début de ce chapitre les principaux caractères des embryons et des plantules de Monocotylédones.

A. — Généralités sur les embryons et les plantules de Monocotylédones

L'embryon est constitué du cotylédon et d'un axe comprenant de bas en haut : la radicule, la tigelle qui est souvent extrêmement réduite et la gemmule ; la gemmule est habituellement abritée par le cotylédon unique et engainant. Dans l'embryon, le cotylédon paraît terminal, mais en réalité, il est pseudo-terminal puisqu'au cours du développement, il rejette latéralement le bourgeon de l'axe qui était primitivement terminal (EMBERGER 1960). Au cours de la germination le cotylédon reste fixé par une de ses extrémités dans la graine et il fonctionne souvent comme un suçoir.

Les germinations des Monocotylédones et des Angiospermes en général appartiennent à deux types : elles sont *épigées* ou *hypogées* (CHOUARD 1930, EMBERGER 1960). Le qualificatif d'épigé ou d'hypogé s'applique à la position du cotylédon qui est soulevé au dessus du sol ou qui reste au contraire dans la terre. En fait, ces deux types de plantules se distingueront plus rapidement par l'observation de la position de la graine : dans le cas des germinations épigées, la graine est soulevée au dessus du sol, à la suite de l'allongement considérable du cotylédon et de la tige hypocotylée ou tigelle, tandis que pour les germinations hypogées, le cotylédon ne s'allonge pas et la graine demeure dans la terre.

Enfin la structure des plantules sera différente suivant que la graine est *exalbuminée* ou *albuminée*. La germination des Monocotylédones à graines exalbuminées est relativement simple : la racine se dégage d'abord suivie de la tigelle (qui peut être très courte dans certains cas) et enfin le cotylédon qui engaine la première feuille ; cette première feuille recouvre elle-même la suivante et ainsi de suite. La germination des Monocotylédones à graines albuminées est plus complexe car le cotylédon acquiert au cours du développement une forme particulière. L'axe embryonnaire (radicule, tigelle, gemmule) coiffé par une partie du cotylédon est relié à la graine par une sorte de cordon plus ou moins développé : le *pétiole cotylédonaire* (GINIEIS 1950 et 1951) ou la *pièce médiane* (EMBERGER 1960). Ce pétiole cotylédonaire correspond à la portion moyenne du cotylédon : il se continue dans la graine par un suçoir en contact avec l'albumen, et, du côté de l'axe embryonnaire, il se prolonge par la *gaine cotylédonaire* qui recouvre la gemmule. La première feuille perce ensuite la gaine cotylédonaire et apparaît donc en opposition avec le cotylédon. *Le cotylédon, au moment de la germination est ainsi formé de trois parties : le suçoir, le pétiole cotylédonaire et la gaine cotylédonaire.* Si on assimile le suçoir à un limbe ou à une extrémité foliaire, il paraît logique de considérer avec EMBERGER (1960) *le cotylédon*

comme une véritable feuille constituée d'une gaine, d'un pétiole et d'un limbe.

Chez les Graminées et les Cyperacées la germination présente une physionomie très particulière due surtout à la grande réduction du cotylédon et nous reviendrons plus tard sur cette structure.

B. — Recherches personnelles

Bien qu'appartenant à des sous-familles différentes (cf. Introduction), les deux espèces de Liliacées que nous avons étudiées ont toutes deux des graines albuminées et une germination hypogée.

1. — Etude des graines

a) Graines du *Bulbine annua*

Les graines du *Bulbine annua* sont petites ; elles mesurent environ 2 mm de longueur sur 1 mm de largeur et 1 mm d'épaisseur : elles ont une forme tétraédrique et sont recouvertes d'un tégument noir, dur et plus ou moins granuleux.

Une coupe longitudinale dans la partie médiane de la graine (fig. 1) montre, de l'extérieur vers l'intérieur, la structure suivante :

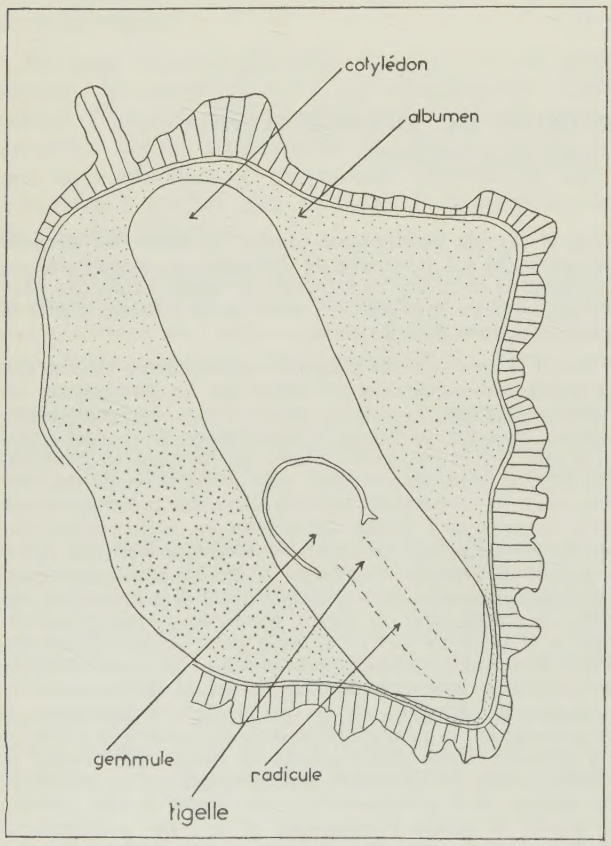


Fig. 1. — Coupe longitudinale de la graine du *Bulbine annua*.

— le tégument externe épais et plus ou moins irrégulier,

— le tégument interne mince,

— l'albumen, qui entoure l'embryon,

— l'embryon droit, de forme allongée, occupe le grand axe de la graine ; la radicule avec sa coiffe bien visible a son sommet contre la pointe inférieure de la graine, elle est surmontée d'une courte tigelle et de la gemmule qui est elle-même complètement entourée par le cotylédon engainant ; ce dernier paraît terminal dans l'embryon.

b) Graines de l'*Asparagus medeoloides*

Les graines sont globuleuses, avec une face légèrement aplatie ; elles mesurent environ 3 mm de longueur, sur 2 mm de largeur et sont recouvertes d'un tégument noir lisse. Une coupe longitudinale dans cette graine montre sensiblement la même structure que celle du *Bulbine annua ;* cependant l'embryon droit est plus petit : sa longueur est égale à la moitié de celle du grand axe de la graine et l'albumen est plus abondant.

2. — Etude des plantules

Pour observer plus facilement les premiers stades de la germination, les graines ont été placées sur du coton humide en atmosphère saturée d'eau ; nous avons suivi le développement et prélevé des échantillons qui ont été fixés à l'alcool. D'autres graines semées en terrine dans de la terre fine, nous ont permis d'obtenir des plantules plus âgées.

a) Plantules du *Bulbine annua*

La figure 2 représente les premiers stades de développement de cette espèce. En *A*, la racine seule, sort de la graine. En *B*, on remarque la formation d'un coude dans la portion de la plantule, qui est immédiatement en contact avec la graine ; le coude formé par le pétiole cotylédonaire (*p. c.*) et la gaine cotylédonaire (*g.c.*), surmonte un axe formé par la racine

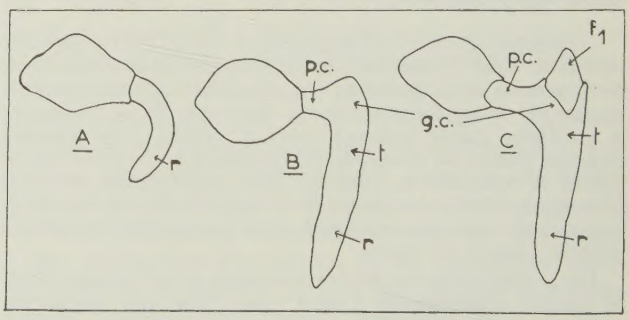


Fig. 2. — *Bulbine annua*
Premiers stades de développement ; *r* : radicule, *t* : tigelle, *g.c.* : gaine cotylédonaire, *p.c.* : pétiole cotylédonaire, f_1 : première feuille végétative.

(à la partie inférieure) et par la tigelle (*t*) ; cette dernière est très courte et à l'observation, elle se distingue de la racine par l'absence de poils absorbants et la présence d'un épiderme lisse. Une coupe longitudinale effectuée au niveau du coude de la plantule (fig. 3) montre la gaine cotylédonaire qui recouvre la gemmule. A ce stade, le cotylédon est déjà différencié en trois parties : le suçoir qui est dans la graine, le pétiole cotylédonaire et la gaine cotylédonaire.

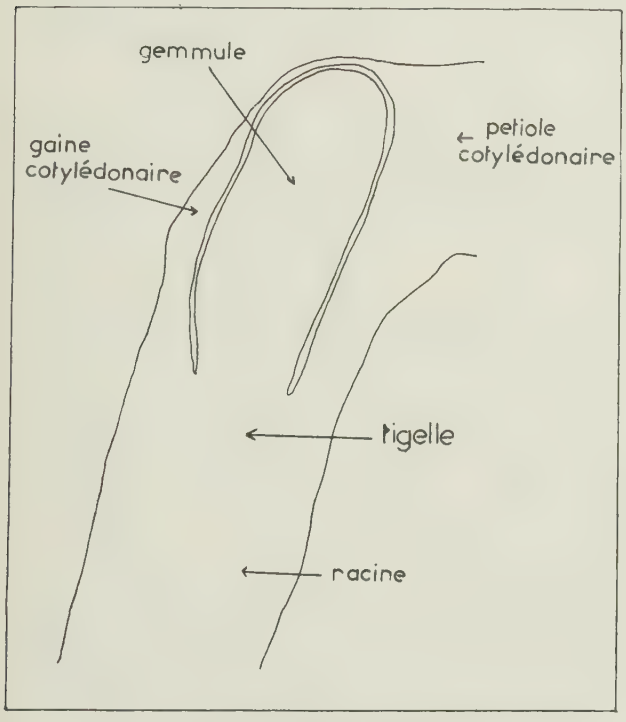


FIG. 3. — *Bulbine annua*
Coupe longitudinale dans une plantule (stade *B*, fig. 2).

Le schéma *C* de la figure 2 donne l'aspect d'une plantule dans laquelle la première feuille végétative f_1 a percé la gaine cotylédonaire.

Des plantules plus âgées sont représentées sur la figure 4 (*D*, *E*, *F*), les racines secondaires se sont développées, le pétiole cotylédonaire a atteint sa taille définitive et la deuxième feuille apparaît.

Dans une plantule semblable à celle schématisée en *D* sur la figure 4, nous avons fait une coupe longitudinale dans la région du nœud cotylédonaire (fig. 5) ; à droite, le pétiole cotylédonaire qui relie le suçoir inclus dans la graine à la gaine cotylédonaire ; cette dernière entoure la gemmule et la partie inférieure des premières feuilles ; la tigelle et le nœud cotylédonaire surmontent la racine et sont prolongés, à leur partie supérieure, par la première feuille bien développée, à l'intérieur de laquelle sont déjà différenciées les ébauches des feuilles végétatives 2 et 3. Les feuilles du *Bulbine annua* sont allongées et ont une section presque circulaire ; elles ont une consistance molle, due à la présence d'un parenchyme lacuneux.

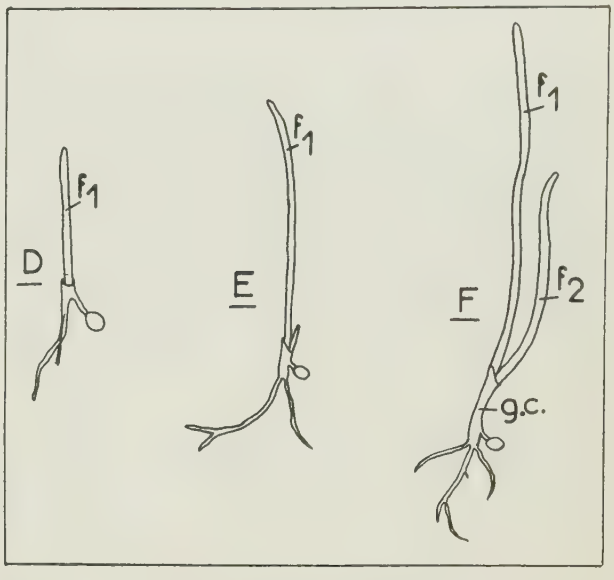


FIG. 4. — *Bulbine annua*
Plantules à des stades plus âgés ; f_1 : première feuille végétative, f_2 : deuxième feuille végétative.

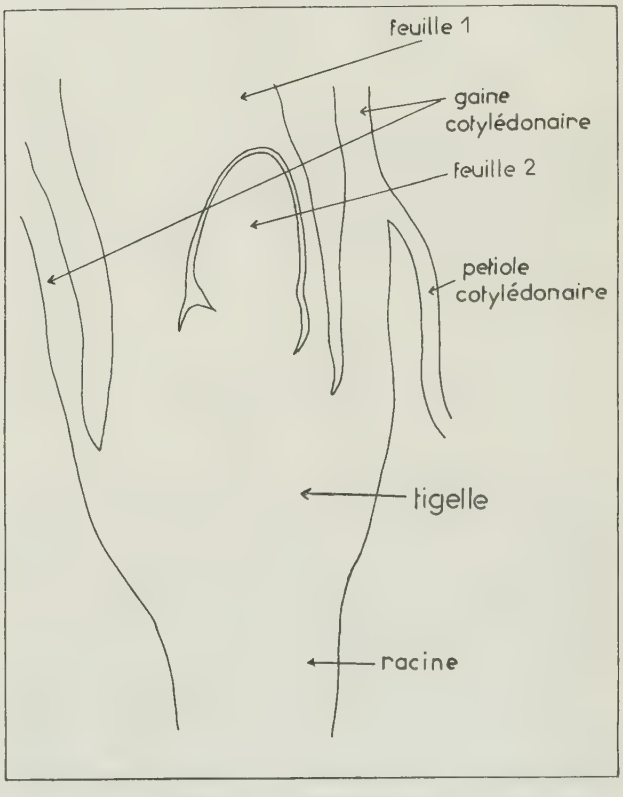


FIG. 5. — *Bulbine annua*
Coupe longitudinale dans la région du nœud cotylédonaire.

Les plantules du *Bulbine annua* ont donc un aspect tout à fait conforme à la description générale des germinations hypogées provenant de graines albuminées de Monocotylédones.

b) Plantules de l'*Asparagus medeoloides*

Les premiers stades de développement de cette espèce (fig. 6), sont comparables à ceux du *Bulbine annua*, mais le pétiole cotylédonaire est ici très court. Le schéma 4 de la figure 6 représente une plantule dans laquelle la gaine cotylédonaire s'est déchirée pour laisser s'accroître une formation qui n'est plus la première feuille végétative comme pour l'espèce précédente, mais une tige terminée par un méristème apical.

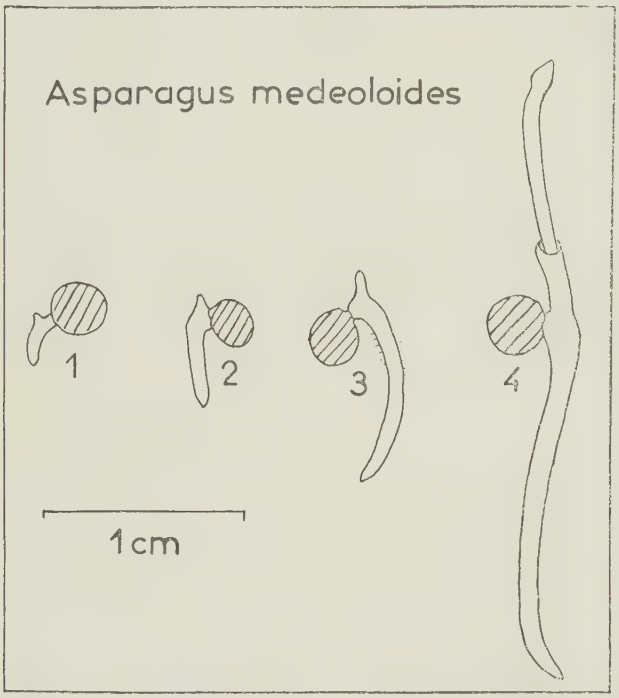


Fig. 6. — *Asparagus medeoloides*
Premiers stades du développement.

Sur une germination de même âge, nous avons fait une coupe longitudinale affectant à la fois la partie moyenne de la plantule et la graine (fig. 7). La racine, la tigelle et la tige épicotylée ne sont pas exactement en ligne droite : l'axe embryonnaire est légèrement courbé au niveau du nœud cotylédonaire. Le nœud cotylédonaire et la base de la tige sont entourés par la gaine cotylédonaire, reliée elle-même au suçoir par une sorte d'étranglement correspondant au pétiole cotylédonaire. Le cotylédon est formé à ce stade d'un suçoir bien développé, d'un pétiole cotylédonaire très réduit et d'une gaine cotylédonaire. La figure 8 représente des plantules plus âgées ; les

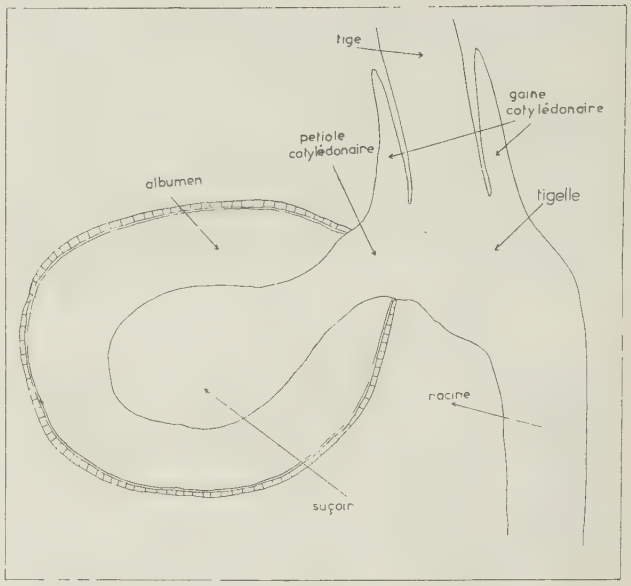


Fig. 7. — Coupe longitudinale
dans une plantule d'*Asparagus medeoloides* (cf. *4*, fig. 6).

schémas 6 et 7 (fig. 8) se rapportent à des plantules chez lesquelles la tige principale, bien différenciée, est formée de plusieurs entre-nœuds. Le premier nœud porte une feuille écailleuse, tandis que sur les suivants, l'écaille foliaire montre à son aisselle un rameau aplati, foliacé qu'on appelle *cladode*. Ces cladodes ainsi que les feuilles réduites ont une disposition alterne. Dans chaque plantule, la gemmule donne donc naissance chez l'*Asparagus medeoloides* à une *tige principale* sur laquelle des rameaux secondaires pourront se développer ultérieurement à différents niveaux.

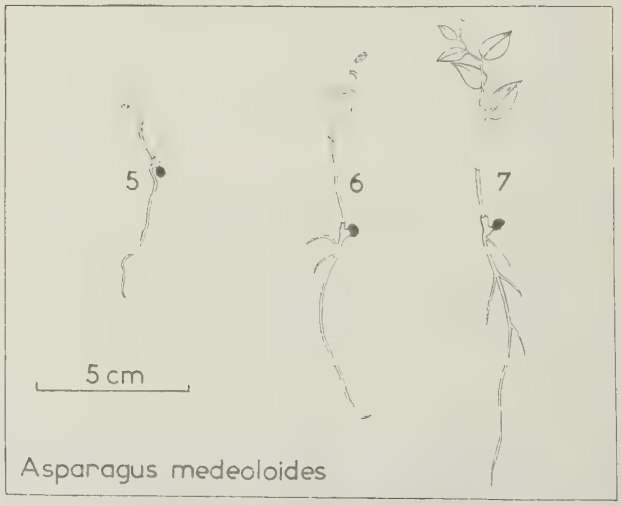


Fig. 8. — *Asparagus medeoloides*
Plantules à des stades plus avancés : la tige principale bien différenciée, est formée de plusieurs entre-nœuds.

Les plantules d'*Asparagus medeoloides* bien qu'ayant des caractères communs, tout au moins au début du développement, avec celles du *Bulbine annua*, s'en distinguent par le fait que la gemmule donne tout de suite naissance à une tige principale feuillée, alors que chez le *Bulbine annua*, elle donne tout d'abord des feuilles nombreuses disposées en rosettes radicales, avant la formation de la hampe florale.

3. — Première feuille du *Bulbine annua* et coléoptile des *graminées*

Comme le coléoptile de Blé (Arnal 1953 *a* et *b*, 1954 *a* et *b*, 1955, 1956, 1958, 1960), la première feuille assimilatrice du *Bulbine annua* est animée de mouvements révolutifs que nous étudierons plus loin (ch. XVI). C'est pourquoi il nous paraît utile de rappeler les homologies qui peuvent exister entre les pièces de ces deux plantules.

La germination des Graminées a une physionomie très particulière liée à la structure de la graine qui est soudée à la paroi de l'ovaire. L'embryon, situé dans la région basilaire et latérale de l'albumen est formé d'un axe embryonnaire qui est lui-même fixé à une lame courbe : le *scutellum*. Ce dernier peut contourner l'axe embryonnaire et former du côté opposé une sorte de crête : l'*épiblaste*.

Au cours de la germination, la racine sort d'abord entourée de la coléorhize, puis le coléoptile qui recouvre la gemmule ou plumule et l'ébauche des feuilles. L'homologie des différentes parties de l'embryon des Graminées a été très discutée et a suscité plusieurs théories. Nous nous bornerons seulement à rappeler celle qui est le plus communément admise et qui est due à Velenowski (cité par Beille 1935).

L'épiblaste est la base d'un cotylédon réduit, dont la partie supérieure ou scutellum est transformée en suçoir. Le coléoptile serait la première feuille réduite à sa gaine.

Cette opinion est reprise également par Emberger (1960) et il semble bien dans ces conditions que la première feuille végétative du *Bulbine annua* soit effectivement l'équivalent du coléoptile des Graminées.

Conclusion

L'étude des graines et des plantules de *Bulbine annua* et d'*Asparagus medeoloides* nous a permis de mettre en évidence les caractères de ces deux espèces au début de leur développement. Si les premiers stades de la germination sont comparables, des différences importantes apparaissent ensuite : dans le cas du *Bulbine annua*, la gemmule donne naissance à des feuilles nombreuses disposées en rosettes radicales, tandis que chez l'*Asparagus medeoloides*, une tige munie de feuilles et de cladodes alternes, se développe directement à partir du point végétatif. Il faut d'ailleurs souligner que ces deux espèces de Liliacées ont été placées par les systématiciens dans des sous-familles différentes.

Chapitre II

PLANTULES TÉRATOLOGIQUES D'*ASPARAGUS MEDEOLOIDES*

Parmi nos semis d'*Asparagus medeoloides*, nous avons eu l'occasion d'observer deux cas de plantules tératologiques. Un des échantillons montrait deux tiges principales développées à partir de la gemmule et l'autre exemplaire présentait une fasciation rubanée affectant la partie inférieure de la tige principale. Les figures 9, 10, 11 et 12 représentent ces deux échantillons à différents stades de leur développement ainsi qu'une plantule normale d'âge comparable.

A. — Plantule présentant deux tiges principales

Dès le début de la germination, cette plantule se distingue des autres par sa racine plus longue et sa gaine cotylédonaire un peu plus grosse ; deux tiges principales déchirent ensemble la gaine ; leurs aspects sont semblables et les figures 9, 10, 11, 12 montrent que leur croissance s'effectue à peu près parallèlement. En étudiant le développement de cette espèce

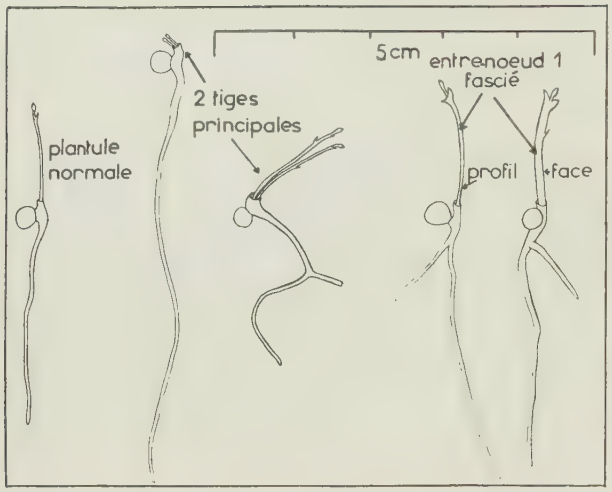


FIG. 9.

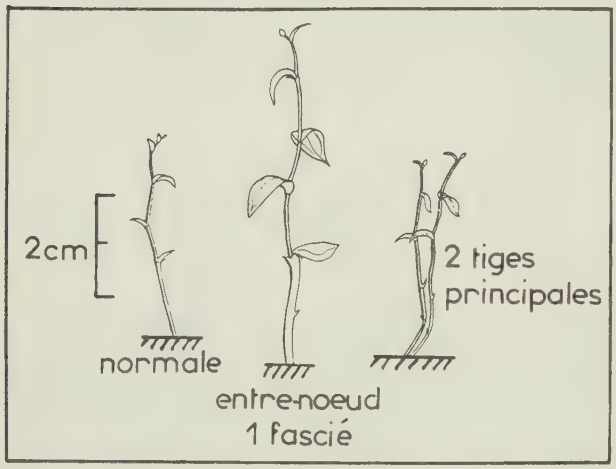


FIG. 10.

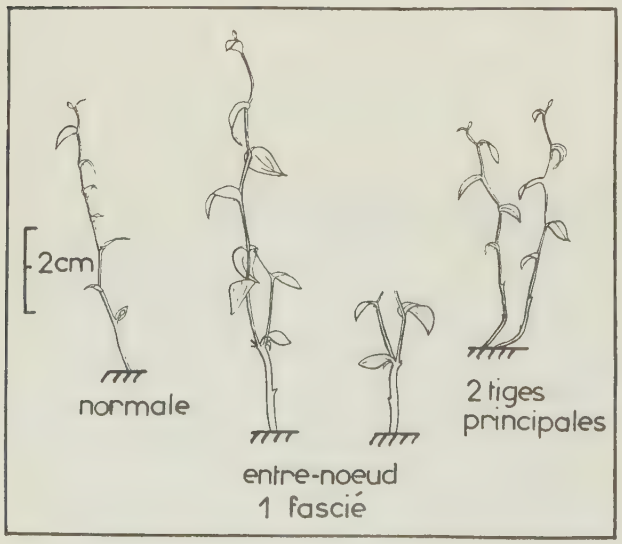


FIG. 9. — Aspect des plantules tératologiques ; à gauche, plantule normale.

FIG. 10. — Plantules normale et tératologiques à un stade plus avancé.

FIG. 11. — Plantules normale et tératologiques

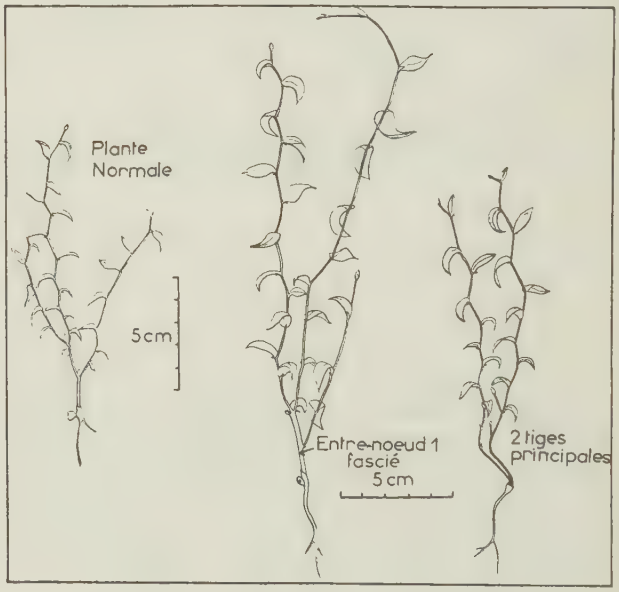


FIG. 12. — Plantules normale et tératologiques.

nous avons pu observer la formation tardive de ramifications à différents niveaux et même sur le nœud cotylédonaire (ch. XI), mais c'est le seul cas où la gemmule a donné naissance directement à deux tiges principales. Le point végétatif de cette plantule a donc donné deux apex de tige, à la suite sans doute de perturbations dont nous ne connaissons pas l'origine.

◄ FIG. 11.

B. — Plantule dont la portion inférieure de la tige est fasciée, rubanée

La racine, la tigelle et la gaine cotylédonaire de cette plantule présentent l'aspect habituel mais la tige, au lieu d'être circulaire, est aplatie sur une certaine longueur ; la figure 13 montre cette zone fasciée, vue de face et de profil. L'épaisseur de cette tige de profil correspond sensiblement au diamètre d'une tige normale.

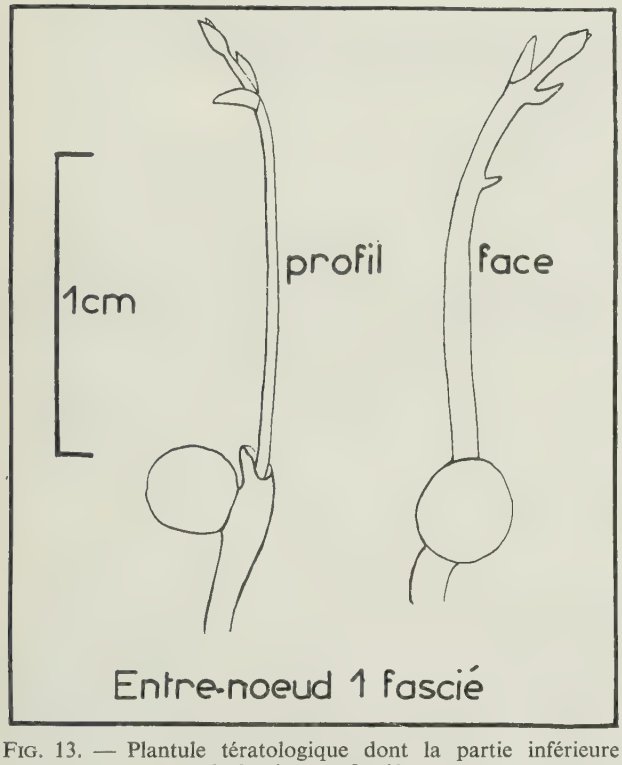


FIG. 13. — Plantule tératologique dont la partie inférieure de la tige est fasciée.

La portion de tige fasciée porte latéralement, à peu près en son milieu une petite écaille foliaire et à sa partie supérieure, deux écailles opposées. Plus tard, une ramification apparaît au-dessus de la portion fasciée (fig. 11) et une autre se développe à l'aisselle de l'écaille latérale (fig. 12). Dans ces conditions, il semble que le segment de tige fasciée correspond, en fait à deux entre-nœuds et non pas à un seul comme nous l'avions pensé tout d'abord.

Nous avons fait des coupes transversales dans la tige fasciée et dans le premier entre-nœud d'une tige normale (fig. 14). La tige fasciée a une forme elliptique ; la dimension du petit diamètre de l'ellipse est sensiblement égale à celle du diamètre de la tige normale, alors que le grand diamètre a une longueur

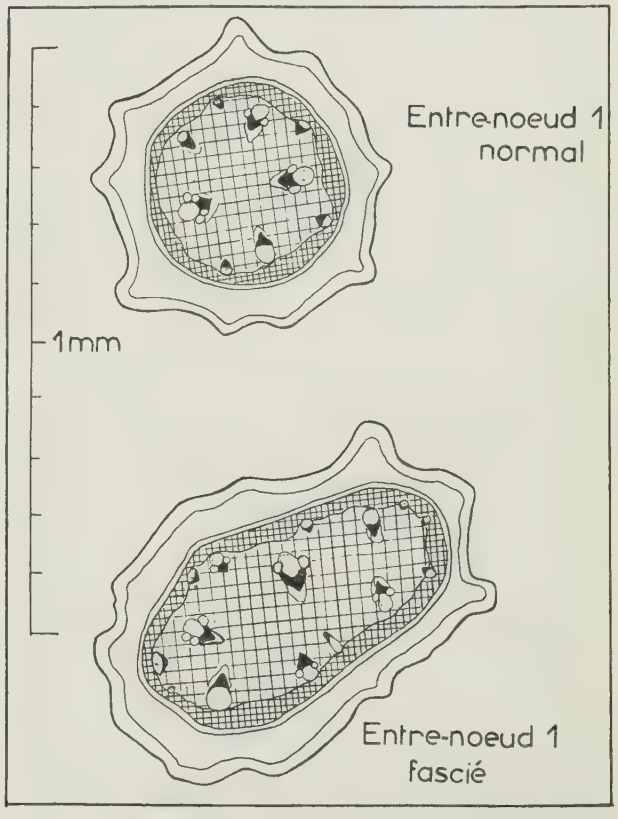


FIG. 14. — Schéma de coupes transversales effectuées dans le premier entre-nœud d'une plantule normale (en haut), et dans le premier entre-nœud fascié d'une plantule tératologique (en bas).

presque double. La tige normale contient neuf faisceaux libéro-ligneux et la tige fasciée quinze. Nous retrouvons dans cette plantule des caractères observés dans de nombreux cas de fasciations rubanées ou tubuleuses (COURTOT et BAILLAUD 1960 ; BAILLAUD et COURTOT 1960 ; BAILLAUD, COURTOT, MILLET et MANGE 1964). Les fasciations rubanées qui sont assez fréquentes, montrent une relative constance de leur épaisseur, alors que le grand diamètre de leur section est variable. Cette structure peut s'expliquer en admettant que le point végétatif s'étend anormalement en s'allongeant dans une direction privilégiée.

CONCLUSION

La structure de ces deux plantules tératologiques semble être due à des perturbations qui ont affecté le point végétatif au moment de la germination. Les causes exactes ne sont pas connues, mais on peut supposer qu'elles peuvent être mécaniques, chimiques, ou même éventuellement d'ordre génétique.

DEUXIÈME PARTIE

CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT DU *BULBINE ANNUA* ET DE L'*ASPARAGUS MEDEOLOIDES*. ACTION DE L'ACIDE GIBBÉRELLIQUE

Dans cette partie nous avons étudié le développement et la croissance du *Bulbine annua* et de l'*Asparagus medeoloides* ainsi que les modifications provoquées par un traitement gibbérellique. Avant de relater nos recherches personnelles et les résultats que nous avons obtenus avec ces deux espèces, nous évoquerons dans un historique rapide les travaux les plus importants qui ont permis de mieux connaître les gibbérellines.

Chapitre III

HISTORIQUE

Depuis une dizaine d'années, de nombreux travaux ont été publiés sur l'action des gibbérellines sur les plantes supérieures ; dans ce chapitre, nous envisagerons successivement l'histoire de la découverte de ces substances et les principales propriétés chimiques et physiologiques qui ont pu être mises en évidence.

A. — Découverte et isolement des gibbérellines

Depuis longtemps on avait observé en Extrême-Orient que les plantules de riz attaquées par un champignon ascomycète : le *Gibberella Fujikuroi*, présentaient un allongement anormal des tiges et des feuilles, accompagné d'une chlorose plus ou moins marquée. Les symptômes de cette maladie ont été décrits dès 1898 par Hori. En 1912, Sawada pensait que la croissance anormale des plantules de riz était due à une « substance » sécrétée par le champignon. C'est le phytopathologiste japonais Kurosawa (1926) qui a démontré que des plantules de riz normales, traitées par des filtrats stériles de *Gibberella Fujikuroi*, présentaient les mêmes symptômes que les individus parasités. La preuve était donc faite que le facteur actif, pressenti par Sawada, était un produit du métabolisme du champignon. Des expériences ultérieures ont montré que les filtrats agissaient également sur la croissance d'autres plantes.

En 1938, Yabuta et Sumiki parvenaient à isoler du liquide de culture du *Gibberella Fujikuroi*, une substance cristallisée appelée *gibbérelline*, capable à faible dose (quelques millièmes de milligramme) de stimuler la croissance. En raison de la deuxième guerre mondiale, ces travaux réalisés au Japon sont passés complètement inaperçus en Europe et en Amérique et ce n'est qu'en 1950, à la suite de congrès internationaux, que les chercheurs occidentaux commencèrent à s'intéresser à cette question. A partir de cette date, les recherches faites simultanément au Japon, en Amérique et en Angleterre allaient permettre d'isoler et d'identifier neuf substances différentes. Parmi ces substances, six proviennent du métabolisme du *Gibberella Fujikuroi :* ce sont les gibbérellines proprement dites, dénommées GA_1, GA_2, GA_3 = acide gibbérellique, GA_4, GA_7 et GA_9. Les autres facteurs actifs ont été extraits à partir de plantes supérieures et Phinney et West (1961) les distinguent des précédentes en les nommant « Gibberelline-like », c'est-à-dire substances du type gibbérelline. On a isolé par exemple, à partir de graines immatures de *Phaseolus multiflorus* quatre substances : GA_1, GA_5, GA_6, GA_8 ; GA_1 a été également obtenu avec des graines de *Phaseolus vulgaris* (West et Murashige 1958, West et Phinney 1959), et à partir de *Citrus unshui* (Kawarada et Sumiki 1959). D'après Phinney et West (1961), des substances du type gibbérelline existeraient dans de nombreuses plantes appartenant à des groupes les plus divers (Angiospermes, Mousses, Champignons, Actinomycètes).

La gibbérelline la plus communément employée dans les laboratoires de physiologie végétale est GA_3, ou acide gibbérellique, dont la formule globale est $C_{19}H_{22}O_6$; c'est un acide tétracyclique, dihydroxylactonique. Bien que l'action de l'acide gibbérellique montre dans une certaine mesure beaucoup d'analogie avec celle des auxines, il faut toutefois souligner que sa structure chimique est tout à fait différente.

Le récent intérêt des chimistes et des physiologistes pour les gibbérellines a été accompagné par la publication de nombreuses et sérieuses mises au point. Nous citerons en particulier

les articles de BRIAN et coll. (1955*a*, *b*, *c*, 1957, 1960), CHOUARD (1956-1957, 1958, 1960, 1962), TRONCHET (1957), STOWE et YAMAKI (1957, 1959), WITTVER et BUKOVAC (1957), BUKOVAC et WITTVER (1958), PHINNEY et WEST (1960 et 1961), KNAPP (1962), etc. Il y a lieu de faire une mention particulière à l'ouvrage de STODOLA (1958) : « *Source book on gibberellin* » dans lequel l'auteur fait l'historique de la découverte des gibbérellines et donne le résumé de plus de 500 publications faites sur ce sujet entre 1828 et 1957.

B. — Propriétés physiologiques des gibbérellines

Les recherches faites au cours de ces dernières années ont permis de mettre en évidence un certain nombre de réponses des plantes au traitement gibbérellique, dont la plus importante est sans doute l'élongation.

a) ELONGATION

Les plantes réagissent généralement au traitement gibbérellique par une élongation importante de leur tige. Nous envisagerons successivement le cas des plantes naines, des plantes caulescentes et des plantes en rosettes.

— Les résultats les plus nets ont été obtenus avec des variétés naines de plantes qui possèdent également à l'état spontané des races de grande taille ; traitées par l'acide gibbérellique, les variétés naines de *Lolium perenne* (COOPER 1958), *Vicia faba* (BRIAN et HEMMING 1955, MILLET 1962, 1964), *Hordeum sativum* (PHINNEY et WEST 1960) atteignent une grande taille. D'autres espèces comme *Pisum sativum* (BRIAN et HEMMING 1955) et *Lathyrus odoratus* (BRIAN, HEMMING et LOWE 1959) acquièrent un port grimpant. Enfin, comme nous le verrons plus loin (chap. XIV), certaines plantes traitées par l'acide gibbérellique peuvent devenir volubiles.

— Chez les plantes caulescentes, l'application de gibbérelline provoque souvent une augmentation de la longueur des entre-nœuds, mais l'accroissement des tiges est moins important que dans le cas des variétés naines.

— Un grand nombre de plantes en rosettes deviennent caulescentes à la suite d'un traitement gibbérellique ; la réaction est particulièrement caractéristique chez *Lactuca scariola* (LONA, BOCCHI, BORGHI et PERI 1956), *Lactuca saligna* (MARCHAL 1961 ; TRONCHET A., Mme J. TRONCHET et J. MARCHAL 1961), *Hyoscyamus niger* (LANG 1956*a*, *b*, *c*) et *Digitalis purpurea* (CHOUARD 1958). L'élongation de la tige des plantes en rosettes peut d'ailleurs, dans certains cas, être accompagnée par la floraison.

L'élongation de la tige consécutive au traitement gibbérellique est souvent plus importante que celle obtenue avec les auxines ; elle est généralement limitée aux tissus jeunes en voie de croissance et la réaction paraît spécifique seulement pour les plantes entières et non pour les fragments (PHINNEY et WEST 1961). Il semble d'ailleurs que l'élongation soit influencée par les conditions externes et l'âge de la plante (STOWE et YAMAKI 1957).

L'application d'acide gibbérellique entraîne fréquemment une élongation des pétioles et des limbes foliaires, qui peut s'accompagner de transformations plus ou moins profondes de ces organes (TRONCHET A., Mme J. TRONCHET, J. MARCHAL 1961 ; TRONCHET A., Mme J. TRONCHET, et C. ROUSSEL 1963). D'après CHOUARD (1958), ce sont « les organes de forme naturellement rubanée (comme les feuilles de Monocotylédones) ou les gaines foliaires à nervures parallèles qui réagissent le plus fortement ».

Toutefois, il faut souligner que les effets de la gibbérelline sur les feuilles ne sont pas toujours très nets. Il semble que la réponse soit variable avec les espèces, l'âge de la plante et probablement aussi avec la saison.

Le changement dans l'aspect et la forme des plantes qui ont subi un traitement gibbérellique peut-il s'interpréter par un allongement des cellules, par une augmentation de leur nombre ou par la combinaison de ces deux phénomènes ? Les premières études des savants japonais sur les plantules de riz parasitées par *Gibberella Fujikuroi* (SHIMADA 1932, IMURA 1940) semblent montrer que l'élongation est due en grande partie à un allongement des cellules et dans une faible proportion à une augmentation du nombre des cellules. LANG (1956) indique que l'élongation de la tige de *Hyoscyamus niger* est due essentiellement à un accroissement du nombre des cellules puisque les entre-nœuds sont absents dans les formes en rosettes non traitées. SACHS et LANG (1957) et SACHS, BRETZ et LANG (1959) ont montré par des observations directes une augmentation dans la fréquence des divisions cellulaires dans la tige traitée de *Hyoscyamus niger* et de *Samolus parviflorus ;* il semble d'ailleurs que cette action est surtout marquée dans les régions méristématiques (SACHS et LANG 1957 *a* et *b*, SKJEGTAD 1957, 1960 et LEBEDENKO 1959). D'après PHINNEY et WEST (1961), la réaction de la cellule dépend de son âge physiologique : dans les régions méristématiques, l'activité mitotique serait accrue tandis que dans les zones d'allongement, les cellules répondraient au traitement gibbérellique par une élongation. Enfin dans les régions formées de cellules bien différenciées, la réaction serait faible ou même nulle.

b) AUTRES PROPRIÉTÉS

Notre but dans cette partie étant surtout d'étudier l'action de la gibbérelline sur la croissance, nous nous contenterons de mentionner brièvement les autres propriétés.

— Eveil des dormances. On sait que pour germer, certaines graines exigent soit un traitement par le froid, soit une exposition préalable à la lumière blanche ou à la lumière rouge-clair ; en général, un trempage des graines dans des solutions d'acide gibbérellique provoque l'éveil d'un grand nombre de dormances.

Les rameaux et les bourgeons de beaucoup d'espèces passent chaque année par un état dormant et sont susceptibles d'être « éveillés » par des applications bien dosées d'acide gibbérellique. Enfin la gibbérelline peut aussi remplacer l'action des journées longues qui sont nécessaires à l'éveil de la dormance de certains bourgeons (Hêtre, Camélia : CHOUARD 1958).

— Mise à fleurs. Les premières recherches de LANG (1956) sur *Hyoscyamus niger* tendent à montrer que la gibbérelline pourrait dans une certaine mesure remplacer l'action du froid dans la vernalisation des plantes annuelles. De nombreuses études ont été entreprises sur ce sujet (LONA 1959 *a* et *b*, WITTVER et BUKOVAC 1957, CHOUARD 1958-1960, etc.). D'après CHOUARD (1962), la gibbérelline agirait le plus souvent comme un facteur d'élongation plutôt que comme un facteur de floraison proprement dit. Ce serait donc un facteur secondaire ou indirect de la mise à fleurs.

c) RAPPEL DES TRAVAUX CONCERNANT LES ESPÈCES QUI NOUS INTÉRESSENT

Parmi les Liliacées qui ont reçu des traitements gibbérelliques, nous n'avons pas trouvé de références concernant le *Bulbine annua* et l'*Asparagus medeoloides*. STODOLA mentionne seulement le travail de ATTRI et GREIG (1957) sur l'*Asparagus officinalis*. Pour cette espèce, la gibbérelline provoque une augmentation significative de la croissance et une levée de dormance des bourgeons.

Cet historique n'a nullement la prétention d'être complet ; nous nous sommes contenté de rappeler les faits les plus marquants de la découverte de ces substances qui ont suscité, depuis une dizaine d'années, tant de recherches et nous avons insisté sur les propriétés particulières de ces substances.

Chapitre IV

MATÉRIEL ET CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

Nous commencerons l'étude de la croissance par l'exposé des conditions expérimentales et des techniques que nous avons utilisées.

Matériel

Les graines de *Bulbine annua* nous ont été fournies par le Jardin Botanique de Besançon et nous nous sommes procuré celles d'*Asparagus medeoloides* dans divers Jardins dont celui de Palerme.

Après avoir subi un prétrempage de quelques heures, les graines des deux espèces ont été semées en terrines ; dès le début de la germination, les plantules ont été repiquées et cultivées ensuite dans des conditions sensiblement constantes.

Conditions de culture

Les cultures ont été effectuées dans une salle d'expériences, aménagée de manière à réduire le plus possible les variations des facteurs humidité de l'atmosphère, température et éclairement.

— La température est restée voisine de 23 °C pendant toute la durée de nos expériences, avec des écarts de 1 ou 2 °C en plus ou en moins.

— Le degré hygrométrique de l'air était généralement compris entre 70 et 80 %.

— L'éclairement *continu* était fourni par des tubes « Phytor », groupés par quatre dans des batteries dont la hauteur et l'orientation sont réglables. Au niveau des plantes, l'intensité de l'éclairement était de l'ordre de 2 500 lx.

— Pour le ravitaillement en eau, les pots étaient placés dans un grand bac au fond duquel il y avait de l'eau en permanence.

Pour les deux espèces, nous avons réalisé deux lots de plantes : les unes, qui n'ont reçu aucun traitement, nous ont servi de témoins, tandis que les autres ont été traitées par une solution d'acide gibbérellique.

Application de l'acide gibbérellique

Nous avons employé une solution aqueuse d'acide gibbérellique à 100 mg/l et, tous les deux jours, nous avons appliqué à l'aide d'une micropipette une goutte de cette solution sur l'apex de la tige principale de l'*Asparagus medeoloides*.

Pour le *Bulbine annua*, une goutte de la solution gibbérellique était déposée sur la première feuille et une autre goutte, au niveau de la gaine cotylédonaire, pour tenter d'atteindre la gemmule. Ce traitement était répété tous les deux jours.

Etude de la croissance

Chaque jour nous avons mesuré la longueur des premières feuilles de *Bulbine annua* et la longueur de toutes les tiges principales de l'*Asparagus medeoloides* des différents lots. Ces mesures nous ont permis d'établir pour le *Bulbine annua*, les courbes de croissance de la première feuille de chaque plante, et les courbes moyennes pour l'ensemble des premières feuilles des plantes témoins et des plantes traitées. Pour l'*Asparagus medeoloides*, nous étudierons les courbes de croissance globale et les courbes d'accroissement journalier de chaque tige principale (témoin et traitée), ainsi que les courbes moyennes des accroissements journaliers et les diagrammes de la longueur finale des entre-nœuds, pour les plantes témoins et pour les plantes gibbérellinées.

Nous avons également observé et relevé les particularités morphologiques qui caractérisent le développement des plantes témoins et traitées des deux espèces ; d'autre part dans certains cas, nous avons été amené à compléter notre étude par des recherches anatomiques.

CHAPITRE V

ÉTUDE DE LA CROISSANCE DU *BULBINE ANNUA* ET DES MODIFICATIONS PROVOQUÉES PAR UN TRAITEMENT GIBBÉRELLIQUE

Le *Bulbine annua*, dont nous avons fait une description rapide dans l'introduction, présente à l'état adulte des feuilles nombreuses, disposées en rosettes basilaires. Nous avions pensé au début de ce travail que l'application de gibbérelline sur cette espèce pourrait entraîner l'apparition d'une tige ou hâter la floraison, comme cela a été signalé pour d'autres espèces telles que : *Lactuca saligna* (MARCHAL 1961 ; TRONCHET A., TRONCHET J. et MARCHAL J. 1961), *Hyoscyamus niger* (LANG 1956 *a*, *b* et *c*) ou *Digitalis purpurea* (CHOUARD 1958). Dans ce domaine, nos expériences se sont révélées négatives ; nous nous contenterons donc de donner les résultats concernant la croissance de la première feuille et quelques remarques d'ordre morphologique sur le développement des plantes traitées.

A. — Courbes de croissance de la première feuille végétative

Les mesures de la longueur de la première feuille du *Bulbine annua* nous ont permis d'établir les courbes de croissance des plantes témoins et des plantes traitées.

Une première série d'expériences nous a donné les courbes de croissance représentées sur les figures 15 et 16 ; toutes les plantules utilisées montraient au début de nos observations des premières feuilles dont la longueur était comprise entre 5 et 7 mm environ. Les courbes de croissance des témoins sont dans l'ensemble plus irrégulières que celles des plantes traitées ; ces dernières constituent, en effet, un faisceau très homogène, et relativement étroit au début, qui tend à s'élargir faiblement vers la fin du développement. L'acide gibbérellique paraît avoir eu, pour ce lot de plantes, une influence sur la longueur finale de la première feuille. Chez les témoins, cette longueur finale est assez variable : elle est comprise entre 67 mm et 119 mm ; par contre chez les plantes traitées, la première feuille atteint une longueur variant de 100 à 115 mm.

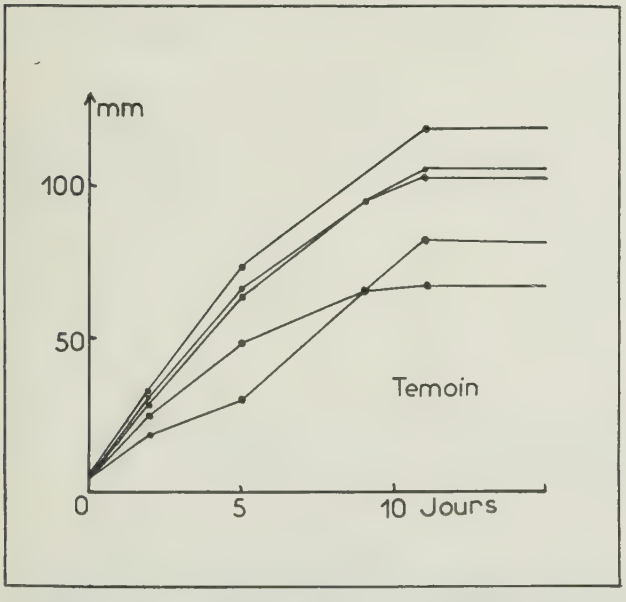


FIG. 15. — Courbes de croissance de la première feuille du *Bulbine annua* pour une première série de plantes témoins.

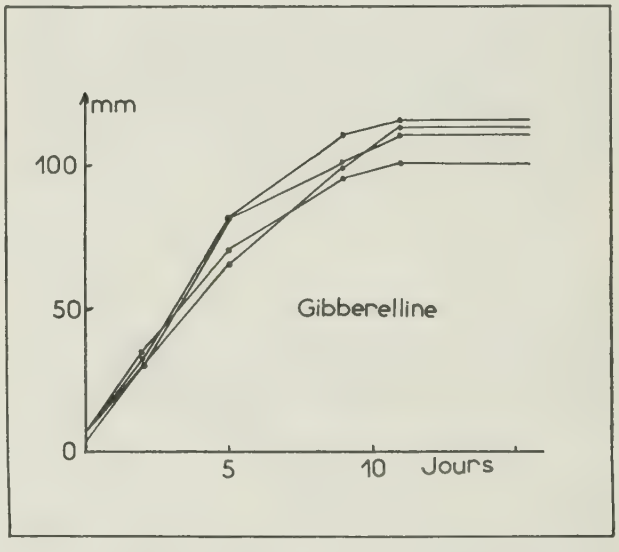


FIG. 16. — Courbes de croissance de la première feuille du *Bulbine annua* pour une première série de plantes gibbérellinées.

La figure 17 donne les courbes de croissance moyenne de la première feuille pour l'ensemble des plantes témoins de la première série d'expériences. Ces deux courbes ont une forme très comparable, mais, pour toute la période de croissance, la courbe moyenne des feuilles gibbérellinées est toujours située au-dessus de celle des témoins. A la fin du développement,

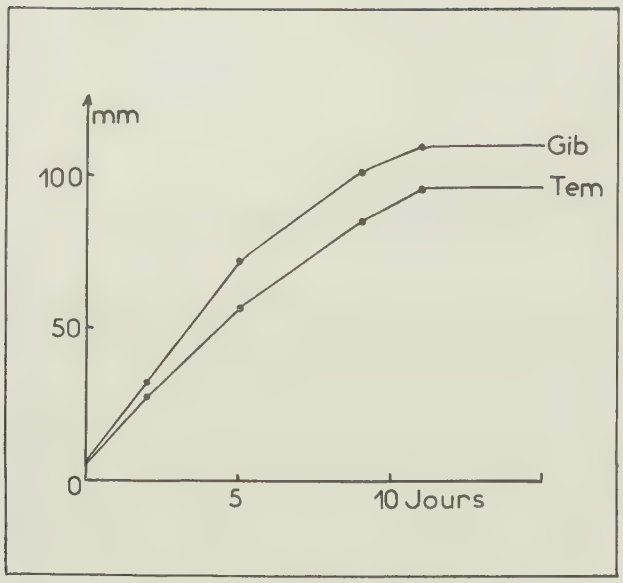


FIG. 17. — Courbes de croissance moyenne de la première feuille du *Bulbine annua* pour l'ensemble des plantes témoins et des plantes traitées (première série d'expériences).

la longueur finale moyenne des premières feuilles traitées est supérieure d'environ 15 % à celle des témoins.

Devant ces différences relativement faibles nous avons effectué une deuxième série d'expériences avec des plantes plus nombreuses, pour lesquelles les longueurs des premières feuilles, au début de nos observations étaient comprises entre 3 mm et 25 mm pour les deux lots.

Les figures 18 et 19 représentent les courbes de croissance des premières feuilles des différentes plantes étudiées.

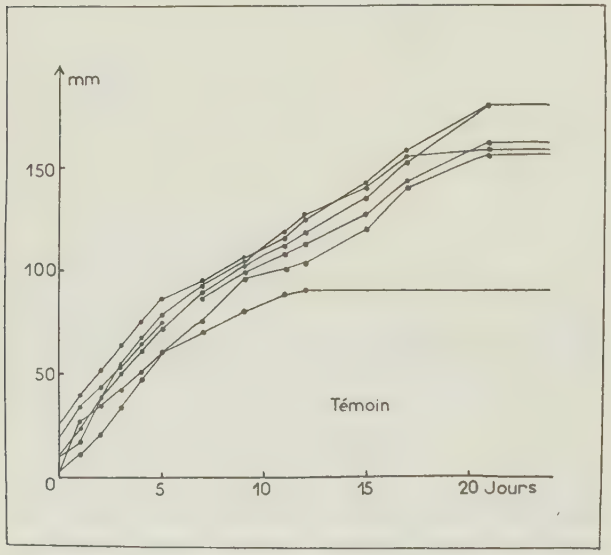


FIG. 18. — Courbes de croissance de la première feuille de *Bulbine annua* pour une deuxième série de plantes témoins.

On remarque ici encore que les courbes des feuilles gibbérellinées sont dans l'ensemble plus régulières que celles des témoins. La longueur finale des premières feuilles des plantes témoins varie de 90 à 180 mm, alors que pour les traitées, elle est comprise

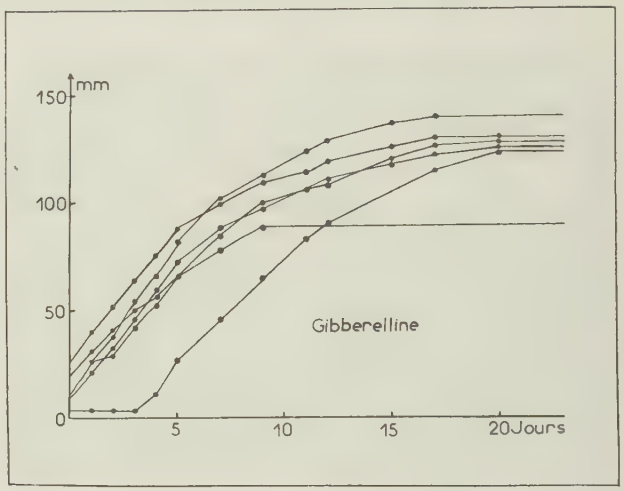


FIG. 19. — Courbes de croissance de la première feuille de *Bulbine annua* pour une deuxième série de plantes gibbérellinées.

entre 89 et 140 mm. Ce résultat paraît en contradiction avec celui que nous avions obtenu précédemment.

La figure 20 donne les courbes de croissance moyenne de la première feuille pour les plantes témoins et traitées de cette deuxième série d'expériences ; ces

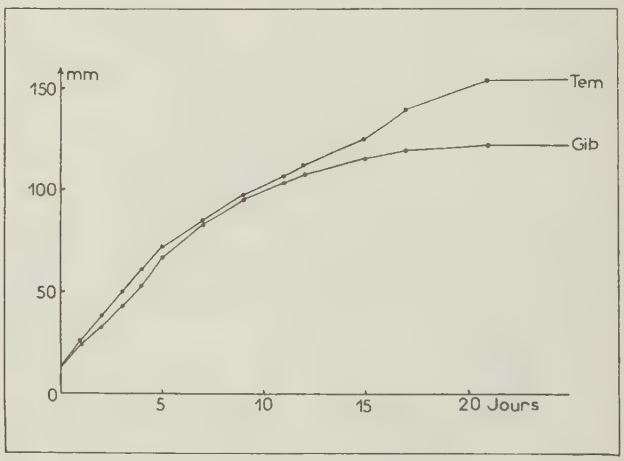


FIG. 20. — Courbes de croissance moyenne de la première feuille du *Bulbine annua* pour l'ensemble des plantes témoins et des plantes traitées (deuxième série d'expériences).

deux courbes sont très voisines jusqu'au douzième jour du développement, puis elles s'écartent assez largement l'une de l'autre. A la fin du développement, la longueur finale moyenne des premières feuilles témoins est supérieure d'environ 25 % à celle des plantes gibbérellinées.

Que conclure devant de tels résultats ?

Les dimensions relativement faibles des feuilles de la première série d'expériences au début du traitement, pourraient laisser penser que l'acide gibbérellique n'agit sur le *Bulbine annua* qu'à des stades très jeunes. Certaines courbes de la deuxième série d'expériences apportent également des arguments en faveur de cette opinion. La courbe la plus inférieure de la figure 18 correspond à la croissance d'une feuille témoin qui mesurait, au départ des observations, environ 3 mm, comme l'une des feuilles traitées représentées sur la figure 19. Finalement la feuille gibbérellinée mesure 124 mm alors que la feuille de la plante témoin n'atteint que 90 mm.

Par contre, une autre feuille témoin, qui mesurait également 3 mm au début de l'expérience, atteint une longueur finale de 157 mm, c'est-à-dire une dimension nettement supérieure à celle obtenue après traitement gibbérellique.

Ces différences dans les réponses au traitement gibbérellique peuvent provenir dans une certaine mesure de l'âge physiologique des organes traités ; mais en définitive, il semble que l'acide gibbérellique n'agit que faiblement et de façon irrégulière sur l'allongement de la première feuille du *Bulbine annua*.

B. — Modifications morphologiques provoquées par le traitement gibbérellique

L'acide gibbérellique qui n'a pas une influence nettement marquée sur la croissance de la première feuille végétative du *Bulbine annua*, agit par contre sur le développement des feuilles qui *apparaissent plus rapidement chez les sujets traités*. Comme nous l'avons déjà signalé (COURTOT 1962*a*), chez les individus gibbérellinés, le dégagement de la deuxième feuille assimilatrice précède de plusieurs jours (de 2 à 4 jours) la formation de cette même feuille chez les témoins du même âge. Un décalage semblable a été observé pour les troisième, quatrième, cinquième et sixième feuilles.

Les plantes traitées paraissent moins vigoureuses et sont quelque peu chlorotiques par comparaison avec les témoins. Les feuilles présentent souvent, dès les premiers stades du développement, des phénomènes de torsion, comparables à ceux signalés par GOEBEL (1924) chez certaines Monocotylédones n'ayant subi aucun traitement ; les feuilles s'enroulent dans le sens négatif, c'est-à-dire dans le « sens du tire-bouchon ». Chez les témoins cette particularité n'a été observée que très rarement. L'acide gibbérellique favorise donc la torsion des feuilles du *Bulbine annua* et paraît avoir une action stimulante sur le développement des ébauches foliaires. Cette réaction est assez générale chez les Monocotylédones et elle a déjà été signalée pour d'autres espèces par GALSTON et PURVES (1960).

CONCLUSION

L'application d'acide gibbérellique sur le *Bulbine annua* n'a pas entraîné de modifications importantes de la croissance. Dans certains cas, sur des feuilles très jeunes, nous avons obtenu une légère augmentation de l'allongement mais ce résultat ne paraît pas constant. L'acide gibbérellique a surtout une action stimulante sur le développement des ébauches foliaires et il semble favoriser la torsion des feuilles.

CHAPITRE VI

ÉTUDE BIOMÉTRIQUE DE LA CROISSANCE DE L'*ASPARAGUS MEDEOLOIDES*. MODIFICATIONS INDUITES PAR LE TRAITEMENT GIBBÉRELLIQUE

Les descriptions de l'*Asparagus medeoloides* rapportées par les auteurs font mention d'une plante, dont les tiges munies de cladodes foliacés et alternes, sont volubiles. En observant cette espèce, nous avons remarqué qu'en fait les tiges principales sont habituellement dressées, courtes et rarement volubiles ; par contre, les rameaux secondaires, qui atteignent souvent de grandes dimensions, sont presque tou-

jours animés de mouvements révolutifs importants. Depuis la découverte des gibbérellines, l'hypothèse d'un lien entre ces substances et le port grimpant a été suggérée par plusieurs chercheurs (cf.Chap. XIV). Nous nous sommes demandé si l'application d'acide gibbérellique sur les apex des tiges principales généralement dressées, ne modifierait pas leur comportement. Là encore, nous n'avons pas eu de différences très nettement tranchées, mais cette série d'expériences nous a permis d'étudier les modalités de la croissance de cette espèce, ainsi que les modifications provoquées par le traitement gibbérellique.

Les mesures quotidiennes de la longueur des tiges principales de l'*Asparagus medeoloides* nous ont fourni les données nécessaires pour établir les courbes de croissance globale, les courbes d'accroissement journalier ainsi que les diagrammes de la longueur finale des entre-nœuds, pour les plantes témoins et pour les plantes gibbérellinées.

A. — Courbes de croissance globale

Les figures 21 et 22 représentent les courbes de croissance globale d'une première série d'expériences. Sur la figure 21, les courbes 1, 4 et *B* correspondent à 3 tiges principales dressées, non volubiles et la courbe 5 est celle d'une tige principale volubile, une des rares dont nous ayons pu observer le développement ; la courbe 3 représente la croissance d'une tige dressée, qui a reçu des applications d'acide gibbérellique seulement à partir du dix-huitième jour (le traitement s'est poursuivi ensuite jusqu'à la fin de l'expérience). Toutes les courbes de la figure 22 correspondent à des tiges qui ont été traitées tous les deux jours pendant toute la durée de l'expérience.

La figure 21 nous permet de comparer en particulier la croissance des tiges dressées avec celle d'une tige volubile. Au début du développement rien ne laissait supposer que cette tige aurait un caractère différent des autres. La courbe de croissance globale de la tige volubile est dans sa partie inférieure tout à fait comparable à celles des autres tiges ; pendant les 48 premiers jours, elle est située dans la région moyenne du faisceau formé par l'ensemble des courbes. Ensuite, les accroissements journaliers deviennent beaucoup plus importants et la courbe se relève assez brusquement vers la verticale. Alors que les tiges dressées mesurent à la fin de leur développement des longueurs voisines de 35 cm, la tige volubile atteint 90 cm, sans que la durée de la croissance ait été sensiblement modifiée. Cet allongement considérable s'accompagne d'un aspect particulier de la partie supérieure de la tige : les entre-nœuds, comme nous le verrons plus loin, sont plus longs et les nœuds portent non plus des cladodes mais des petits rameaux aplatis. Nous reviendrons d'ailleurs (Chap. XVII) sur la morphologie des rameaux volubiles de l'*Asparagus medeoloides*.

Les tiges gibbérellinées (courbe n° 3 de la fig. 21 et courbes de la fig. 22) mesurent à la fin de leur croissance des dimensions assez voisines de celles des tiges dressées témoins (de 23 à 32 cm) ; l'application d'acide gibbérellique a provoqué des modi-

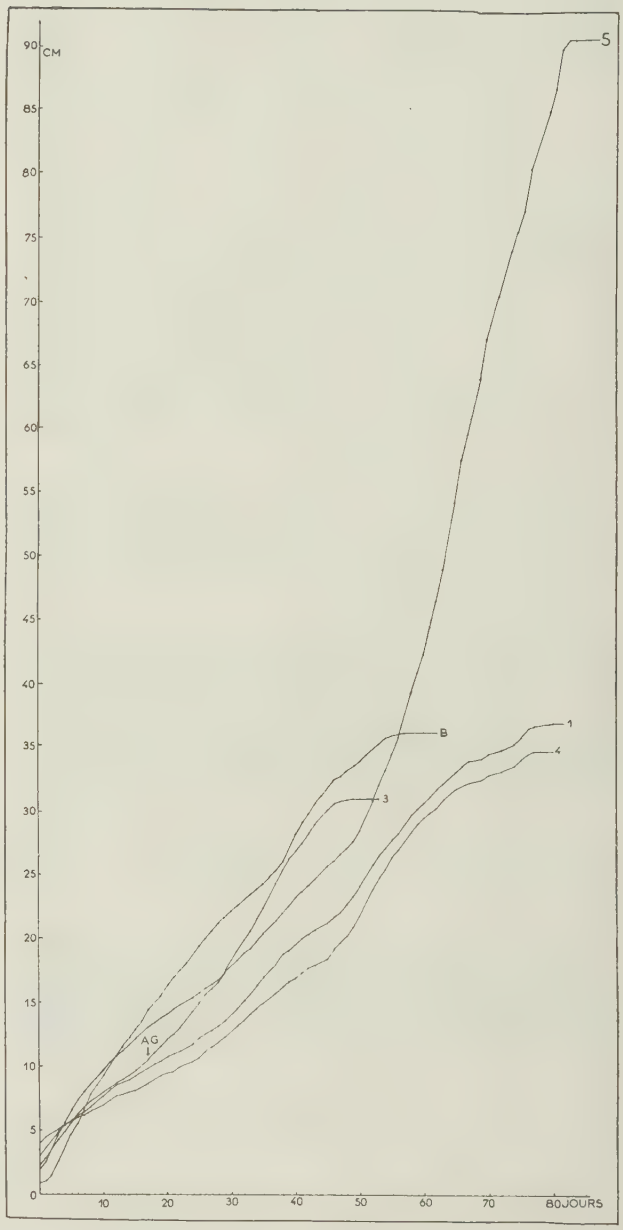


FIG. 21. — Courbes de croissance globale de tiges principales de l'*Asparagus medeoloides*. *B, 1, 4 :* tiges dressées non traitées ; *3 :* tige dressée, traitée à partir du 18e jour ; *5 :* tige volubile non traitée.

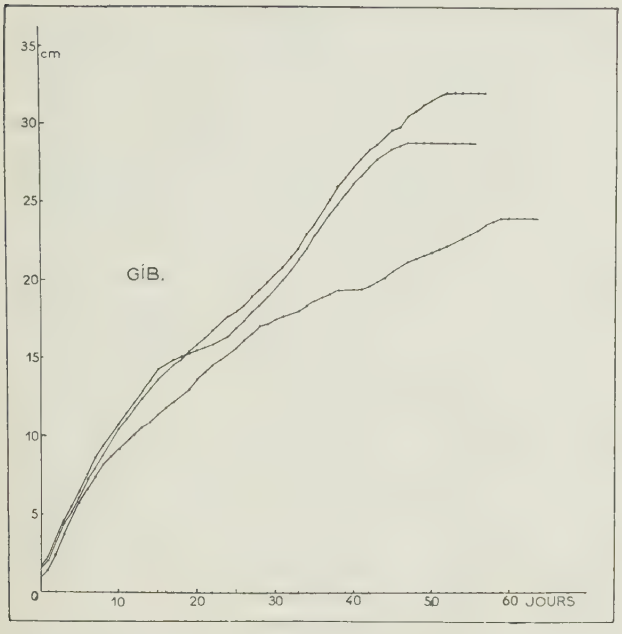


FIG. 22. — Courbes de croissance globale de tiges principales de l'*Asparagus medeoloides ;* les trois tiges ont été traitées tous les deux jours par une solution d'acide gibbérellique à 100 mg/l pendant toute la durée de l'expérience.

fications dans la forme et la structure des cladodes, mais nous n'avons jamais observé chez les tiges traitées de tendance au port volubile.

Si on examine de près les courbes de croissance globale des tiges traitées pendant toute la durée de l'expérience, on remarque qu'elles ont une forme un peu différente de celle des tiges témoins. Au début du développement, pendant les 15 premiers jours, les courbes étroitement rapprochées, ont une pente beaucoup plus forte que celle des témoins. Les longueurs des tiges gibbérellinées sont au quinzième jour assez nettement supérieures à celles des tiges non traitées. Ensuite les courbes ont tendance à s'aplatir. La croissance de la tige n° 3, qui n'a reçu le traitement gibbérellique qu'à partir du dix-huitième jour, n'a pas été notablement modifiée. Cependant la courbe de la croissance globale se redresse légèrement après le traitement mais à la fin de l'expérience la tige ne mesure que 30 cm, c'est-à-dire une longueur un peu inférieure à celle des tiges témoins. La durée de la croissance des tiges gibbérellinées est légèrement plus courte que celle des tiges non traitées.

Dans une deuxième série d'expériences (fig. 23), nous avons étudié la croissance de tiges qui mesuraient au départ des dimensions à peu près semblables. La longueur des tiges traitées et des tiges témoins était comprise au début de l'expérience, entre 3 et 6 cm.

Nous retrouvons la plupart des caractères observés au cours de l'expérience précédente. Les tiges témoins mesurent à la fin de leur croissance de 8 à 21 cm, tandis que les tiges gibbérellinées atteignent des longueurs comprises entre 20 et 25 cm. Les courbes des plantes traitées sont plus régulières et ont une

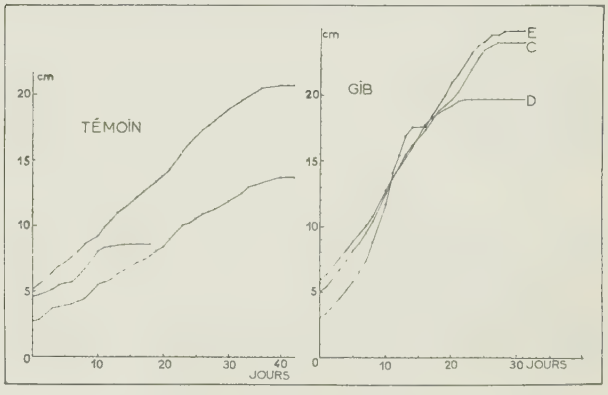


FIG. 23. — Courbes de croissance globale des tiges principales de l'*Asparagus medeoloides ;* à droite : tiges traitées, à gauche : tiges témoins.

pente plus forte. La durée de la croissance est moins longue pour les tiges traitées que pour les témoins ; toutes les tiges gibbérellinées avaient achevé leur développement en moins de 30 jours, alors que certaines tiges témoins ont poursuivi leur croissance pendant 40 jours.

L'acide gibbérellique ne modifie pas profondément la croissance globale des tiges de l'*Asparagus medeoloides*, mais provoque une sorte d'accélération plus ou moins durable de l'allongement, qui affecte surtout la durée de la croissance plutôt que la longueur finale des tiges.

B. — Courbes d'accroissement journalier

Pour les courbes d'accroissement journalier, nous envisagerons d'une part, les courbes individuelles des différents échantillons et d'autre part, les courbes moyennes pour l'ensemble des plantes témoins et des plantes traitées.

1. — Courbes individuelles

Les courbes individuelles ont été établies pour une tige dressée (fig. 24), pour une tige volubile (fig. 25), pour une tige soumise au traitement gibbérellique, pendant toute la durée de son développement (fig. 26) et pour une tige qui n'a reçu des applications d'acide gibbérellique qu'à partir du dix-huitième jour de l'expérience (fig. 27).

a) Tige dressée et tige volubile.

Les figures 24 et 25 nous permettent de comparer les accroissements journaliers d'une tige principale dressée et ceux d'une tige principale volubile. Les courbes en escaliers ont une forme assez irrégulière, mais dans les deux cas, on note la présence de 3 maximums qui se situent, pour la tige dressée, entre le

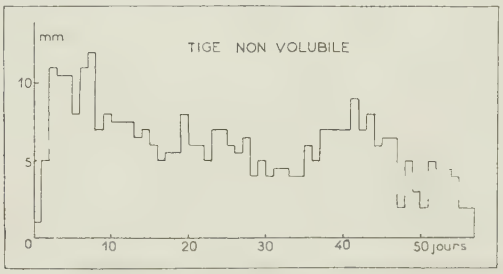


FIG. 24. — Courbe d'accroissement journalier d'une tige dressée

deuxième et le huitième jour, entre le dix-huitième et le vingt-huitième jour et entre le trente-cinquième et le quarante-septième jour. Pour la tige volubile, la courbe a ses 3 maximums localisés entre le deuxième et le sixième jour, entre le vingt-septième et le quarante-cinquième jour, et le troisième maximum, qui est le plus important, se situe entre le cinquantième jour et la fin du développement. Pour les deux tiges, le premier maximum assez prononcé se produit toujours entre le premier et le dixième jour et atteint des valeurs assez semblables dans les deux cas : 11 mm pour la tige volubile, et 12 mm pour la tige dressée. Le deuxième maximum qui se manifeste

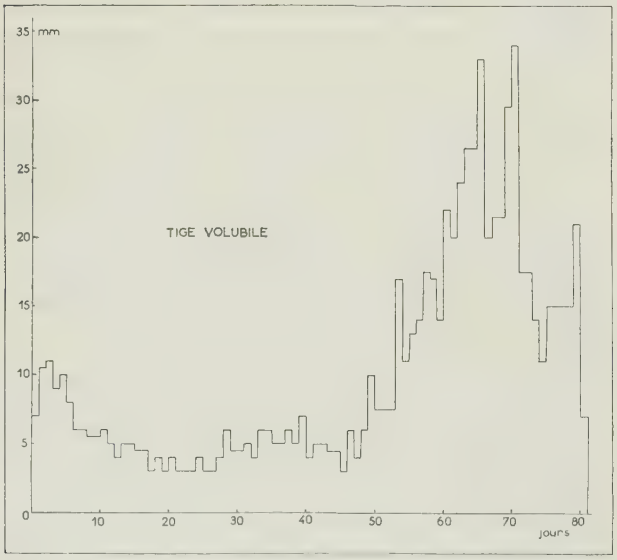


FIG. 25. — Courbe d'accroissement journalier d'une tige volubile

vers le milieu du développement est plus faible ; il est de 8 mm pour la tige dressée et de 7 mm pour la tige volubile. Le troisième maximum, situé pour les deux tiges à la fin de leur croissance, est de 9 mm pour la tige dressée et de 35 mm pour la tige volubile.

Le dernier maximum de la courbe d'accroissement journalier de la tige volubile est particulièrement accusé, à la fois par sa durée et son amplitude. Cette partie de la courbe n'est pas simple : dans son allure générale, elle affecte la forme d'un maximum auquel s'ajoute toute une série de maximums et de minimums successifs. Dans la portion montante de la courbe, qui s'étend du quarante-huitième au soixante-dizième jour, les maximums successifs ont des valeurs de plus en plus élevées et les minimums suivent la même règle. Dans la partie descendante de la courbe, on observe le phénomène inverse : les valeurs des maximums et des minimums sont de plus en plus faibles. La croissance de la tige dans sa région volubile ne s'effectue donc pas progressivement, mais par à-coups : elle paraît rythmée.

Il faut également souligner la différence qui existe entre les accroissements journaliers des deux régions de la courbe (fig. 25) : dans la partie qui correspond au développement de la portion dressée, les valeurs de l'accroissement sont comprises entre 3 mm et 11 mm, tandis que dans la portion volubile, elles varient de 4 à 35 mm par jour. Pour rendre encore mieux compte de ce caractère, nous avons calculé la valeur moyenne de l'accroissement dans les deux parties de la courbe ; pendant les 48 premiers jours, cette valeur moyenne est de 4,7 mm, alors qu'au moment de la croissance de la portion volubile, elle est de 17,2 mm. L'accroissement journalier moyen dans la région volubile est donc environ 4 fois plus élevé que celui de la région dressée de la tige. Enfin, la valeur moyenne de l'accroissement journalier pour la tige dressée est de 6,1 mm.

Ces quelques données font apparaître des différences importantes dans l'intensité de la croissance des tiges dressées et des tiges volubiles ; elles laissent à penser qu'il peut exister des rapports étroits entre le volubilisme et une croissance très active.

b) Tige gibbérellinée pendant toute la durée de la croissance

La courbe d'accroissement journalier d'une tige gibbérellinée (fig. 26) présente 2 maximums : l'un entre le deuxième et le sixième jour et l'autre entre le trente-troisième et le quarante-deuxième jour, c'est-à-dire vers la fin du développement.

Ces maximums sont relativement peu importants : ils atteignent respectivement 12 mm et 10 mm. La durée de la croissance est un peu moins longue pour la tige gibbérellinée (fig. 26), que pour la tige témoin

(fig. 24). D'autre part, la valeur moyenne de l'accroissement journalier n'est que de 5,8 mm, alors qu'elle était de 6,1 mm pour la tige témoin. Ce résultat confirme ceux que nous avons obtenus avec les courbes de croissance globale : l'acide gibbérellique ne provoque pas d'effet sensible sur la croissance totale ni sur l'accroissement journalier, mais paraît seulement diminuer la durée de la croissance.

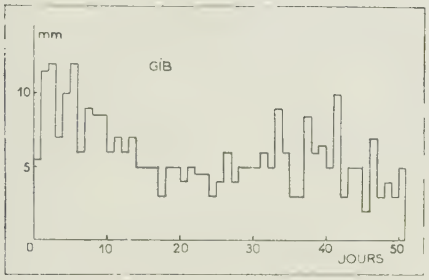


FIG. 26. — Courbe d'accroissement journalier d'une tige gibbérellinée.

c) Tige soumise au traitement gibbérellique après 18 jours de développement

La figure 27 représente les variations de l'accroissement journalier pour cette tige ; une flèche indique le début du traitement.

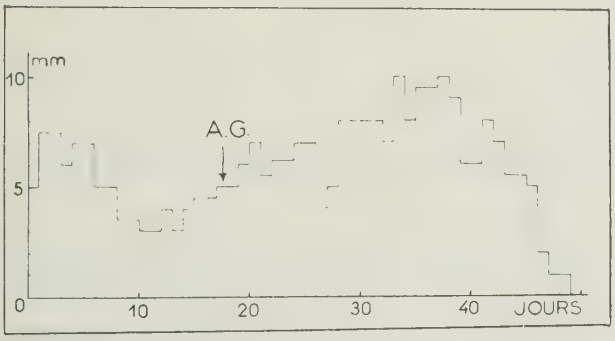


FIG. 27. — Courbe des accroissements journaliers d'une tige soumise au traitement gibbérellique après 18 jours de croissance.

Dans la portion de courbe précédant le traitement, on note un premier maximum localisé entre le deuxième et le sixième jour. L'application d'acide gibbérellique est suivie par deux maximums, l'un entre le dix-neuvième et le vingt-sixième jour, et l'autre, plus important, entre le vingt-huitième et le quarante-sixième jour. Nous avons calculé la valeur moyenne de l'accroissement journalier avant et après le traitement. Cette valeur est de 4,8 mm pendant la période qui a précédé le traitement et de 6,1 mm pendant le traitement. L'acide gibbérellique a donc provoqué une légère augmentation du taux de croissance et semble avoir suscité dans la courbe, la formation d'un deuxième maximum un peu comparable à celui que l'on observe pour la tige volubile, sans toutefois être accompagné par l'apparition du port volubile.

2. — COURBES D'ACCROISSEMENT MOYEN DES TIGES TÉMOINS ET DES TIGES TRAITÉES

Les différences relativement faibles, que nous avons observées sur les courbes individuelles, nous ont amené à établir les courbes moyennes des plantes témoins et des plantes traitées, pour les deux séries d'expériences que nous avons faites.

La figure 28 représente les courbes d'accroissement moyen pour la première série d'expériences. Pour les tiges témoins (courbe inférieure de la fig. 28) les moyennes ont été calculées pour l'ensemble des tiges, y compris la tige volubile. La première partie de la courbe, jusqu'au quarante-cinquième jour, est assez uniforme et l'accroissement moyen est voisin de 5 mm ; les valeurs plus fortes observées ensuite, entre le quarante-cinquième jour et la fin de la croissance, sont dues aux accroissements plus élevés de la tige volubile.

La courbe des accroissements moyens des tiges gibbérellinées a une forme bien différente ; elle est beaucoup plus irrégulière et présente deux maximums au huitième et au trente-cinquième jour, pour lesquels les valeurs de l'accroissement moyen sont respectivement de 15,5 mm et de 8 mm.

Pour la deuxième série d'expériences, les courbes sont représentées sur la figure 29 ; les différences sont encore plus nettes. L'accroissement moyen des tiges témoins varie généralement de 1 mm à 5 mm, tandis que celui des tiges traitées est compris entre 1 mm et 15 mm. La courbe des tiges gibbérellinées montre ici encore deux maximums au onzième et au seizième jour, pour lesquels les valeurs de l'accroissement moyen sont respectivement de 15 mm et de 8 mm, alors que, pour les tiges témoins, les maximums sont voisins de 5 mm.

Bien que les deux maximums, observés pour les accroissements moyens des tiges gibbérellinées, ne se produisent pas au même moment sur les deux courbes, il faut souligner que leurs valeurs sont les mêmes.

L'étude des courbes d'accroissement journalier nous a permis de mettre en évidence quelques caractères de la croissance des tiges témoins et des tiges traitées. Nous avons pu, en particulier, montrer que, dans les portions volubiles, la croissance n'est pas progressive mais rythmée, et surtout, que le taux de croissance de ces régions est très élevé. Enfin, l'acide gibbérellique ne provoque en général, chez l'*Asparagus medeoloides*, que de faibles modifications des

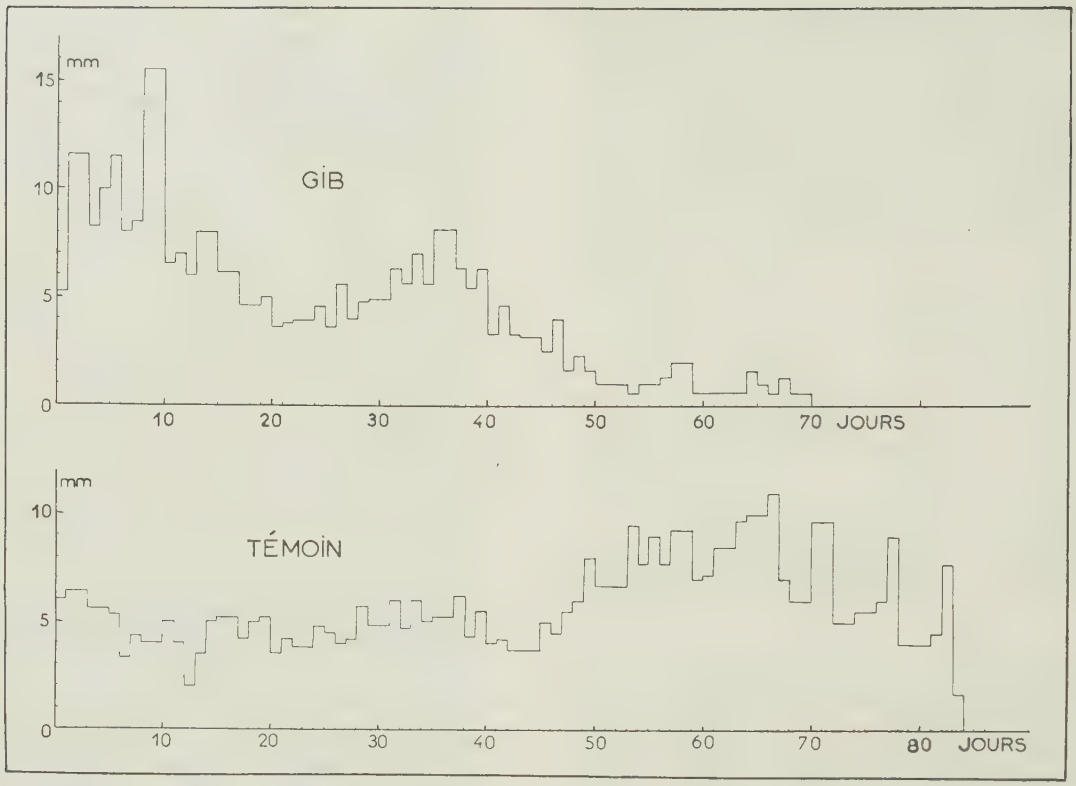


FIG. 28. — Courbes d'accroissement journalier moyen pour les plantes témoins et gibbérellinées de la première série d'expériences.

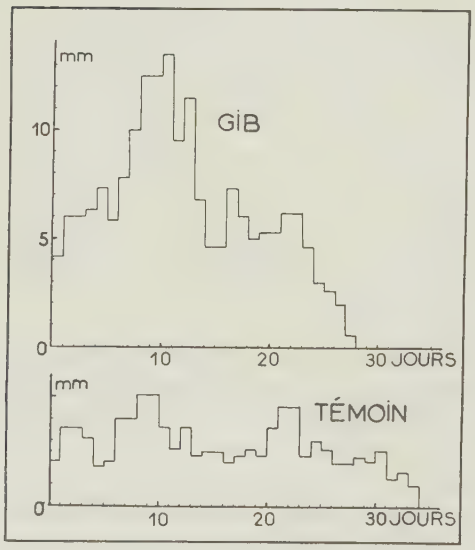


FIG. 29. — Courbes d'accroissement journalier moyen pour les plantes témoins et gibbérellinées de la deuxième série d'expériences.

accroissements journaliers, qui apparaissent plus nettement sur les courbes moyennes que sur les courbes individuelles.

C. — Diagrammes de la longueur finale des entre-nœuds

Cette étude nous permettra de comparer la longueur finale des entre-nœuds des tiges dressées témoins, d'une tige volubile et des tiges traitées. Pour les différents graphiques, nous avons représenté, en ordonnées, les longueurs exprimées en millimètres, et en abscisses, les entre-nœuds numérotés de la base au sommet.

1. — Tiges dressées témoins

Les figures 30 et 31 représentent les diagrammes des longueurs finales des entre-nœuds des tiges témoins. La forme des diagrammes est irrégulière et la répartition des entre-nœuds longs et courts ne semble obéir à aucune règle. On remarque toutefois que la plupart des entre-nœuds ont des dimensions comprises entre 10 mm et 20 mm ; un seul atteint une longueur supérieure à 20 mm. La valeur moyenne de la longueur des entre-nœuds pour l'ensemble des tiges témoins dressées est de 12,5 mm.

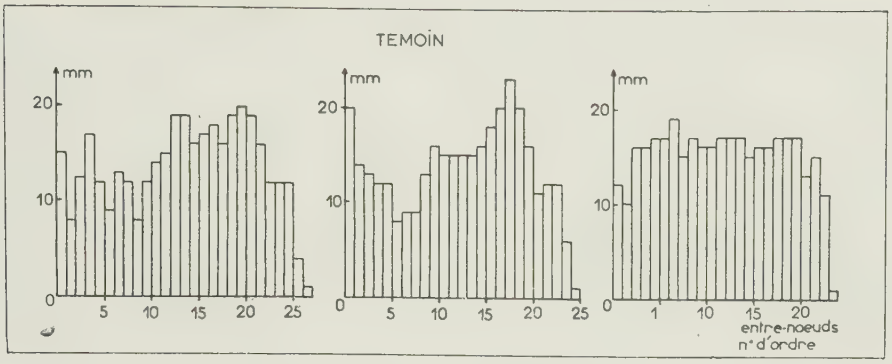


FIG. 30. — Diagrammes des longueurs finales des entre-nœuds des tiges témoins (tiges dressées).

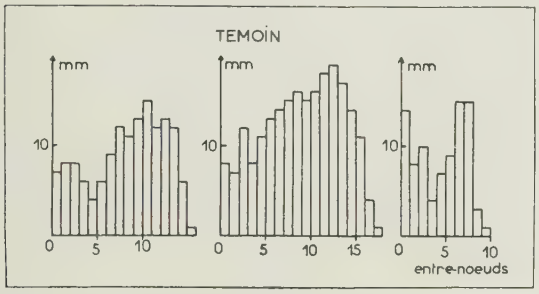


FIG. 31. — Diagrammes des longueurs finales des entre-nœuds pour d'autres tiges témoins.

2. — TIGE VOLUBILE

Pour la tige volubile (fig. 32), les 16 premiers entre-nœuds ont des longueurs finales comparables à celles relevées chez les tiges dressées, c'est-à-dire qu'ils ont des dimensions comprises entre 10 et 20 mm. Au-delà du seizième entre-nœud, le diagramme montre un maximum très accusé qui atteint la valeur la plus importante pour le dix-neuvième entre-nœud : celui-ci mesure 75 mm.

Ensuite, les longueurs des entre-nœuds diminuent d'abord faiblement (du dix-neuvième au vingt-septième entre-nœud), puis fortement (du vingt-septième au vingt-huitième entre-nœud). Pour la tige volubile, la valeur moyenne de la longueur des entre-nœuds est de 28,5 mm. Cette valeur est très nettement supérieure à celle observée chez les tiges dressées ; elle est plus de deux fois plus grande.

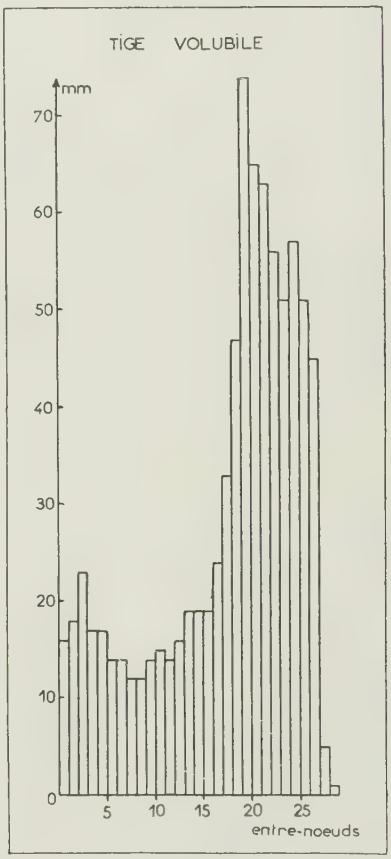


FIG. 32. — Diagramme de la longueur finale des entre-nœuds d'une tige volubile de l'*Asparagus medeoloides*.

3. — TIGES GIBBÉRELLINÉES

La figure 33 représente le diagramme des longueurs finales des entre-nœuds des tiges soumises au traitement gibbérellique pendant toute la durée de leur croissance.

Ici encore, la répartition de ces longueurs ne paraît obéir à aucune règle, mais les entre-nœuds sont généralement moins nombreux et plus longs que chez les tiges témoins. Un certain nombre d'entre-nœuds atteignent une longueur supérieure à 20 mm et la valeur moyenne de la longueur des entre-nœuds

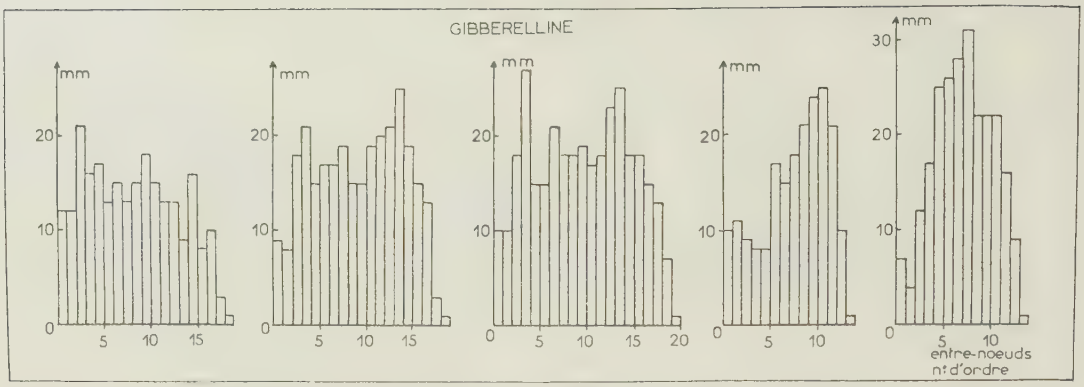


FIG. 33. — Diagrammes des longueurs finales des entre-nœuds de tiges d'*Asparagus medeoloides* soumises au traitement gibbérellique pendant toute la durée de leur croissance.

est de 15 mm pour l'ensemble des tiges gibbérellinées, au lieu de 12,5 mm chez les tiges témoins.

Les figures 34 et 35 représentent les diagrammes des longueurs finales des entre-nœuds de tiges qui ont reçu tardivement le traitement gibbérellique. En regardant la forme générale de ces diagrammes, on s'aperçoit que les entre-nœuds, développés après le début du traitement, sont nettement plus grands que ceux qui se sont différenciés pendant la période qui a précédé l'application d'acide gibbérellique. Ainsi la valeur moyenne de la longueur des entre-nœuds, dans la première partie des deux courbes, est respectivement de 10,9 mm et de 13,2 mm, alors qu'elle est de 17,6 mm et de 18 mm dans la portion suivante.

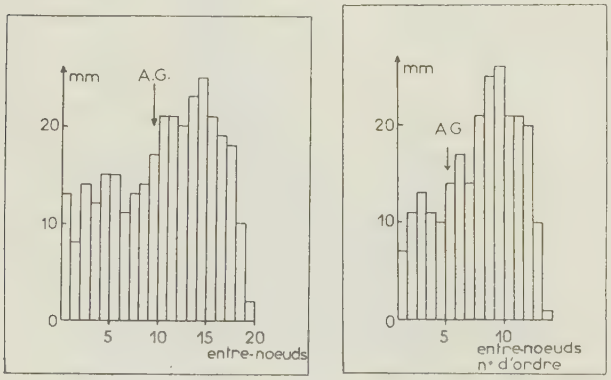


FIG. 34 et FIG. 35. — Diagrammes des longueurs finales des entre-nœuds de deux tiges qui ont reçu tardivement le traitement gibbérellique (une flèche indique sur chaque figure le début du traitement).

L'étude des diagrammes des longueurs finales des entre-nœuds, chez l'*Asparagus medeoloides* fait ressortir des différences importantes entre la longueur des entre-nœuds des tiges dressées et celle des portions volubiles : dans ces dernières régions les entre-nœuds sont beaucoup plus longs. Le traitement gibbérellique qui n'a qu'une action faible sur la croissance globale et l'accroissement journalier, paraît avoir une influence sur le développement des entre-nœuds : ils sont généralement moins nombreux et plus longs.

D. — Essai d'interprétation

L'étude biométrique de la croissance de l'*Asparagus medeoloides* nous a permis de mettre en évidence certains caractères du développement de cette espèce. Nous avons pu étudier en particulier les modalités de la croissance chez les tiges principales dressées et volubiles. Les courbes de croissance globale et les courbes des accroissements journaliers montrent nettement que les portions volubiles sont le siège d'une croissance très active. Les tiges principales dressées mesurent généralement des longueurs comprises entre 20 et 35 cm, tandis que la tige principale volubile atteignait 90 cm. Nous verrons plus loin, en étudiant la morphologie des tiges volubiles (Chap. XVIII), que les ramifications douées de volubilisme peuvent, dans certains cas, avoir des dimensions encore plus grandes.

La courbe des accroissements journaliers de la tige volubile, dans laquelle on peut observer à la fois les accroissements d'une portion dressée et d'une portion volubile de la tige, présente, à notre avis, un certain intérêt. Nous avons déjà insisté sur le fait que l'augmentation très marquée des accroissements journaliers dans la région volubile n'est pas progressive mais paraît rythmée. Ce fait est à rapprocher des observations que nous avons faites précédemment sur la croissance d'une autre tige volubile : le *Mandevillea suaveolens* (COURTOT 1953 et 1955*b*). Pour cette espèce, nous avons étudié la croissance des différents entre-nœuds et les variations de la vitesse de croissance

globale de la tige. Dans sa forme générale, la courbe représentant la vitesse de croissance était « en cloche », mais en réalité, elle était constituée d'une succession de maximums et de minimums bien marqués ; nous avions alors interprété cette forme particulière en admettant que la croissance de la tige était rythmée ; chaque maximum correspondait à la croissance maximum de chaque entre-nœud et la période du rythme était celle de l'apparition de chaque entre-nœud dans la phase active de croissance.

Pour l'*Asparagus medeoloides*, la courbe des accroissements journaliers de la portion volubile montre aussi toute une succession de maximums et de minimums. En reprenant nos tableaux de mesures, nous avons constaté que la durée de la croissance d'un entre-nœud est de 8 ou 9 jours suivant les cas. Un accroissement journalier donné est généralement le résultat de la croissance des trois derniers entre-nœuds différenciés, parmi lesquels l'avant-dernier est dans sa phase active de développement. Ici encore, le rythme des variations de l'accroissement journalier correspond approximativement à l'apparition de chaque entre-nœud dans la phase active de croissance. Ce rythme pourrait d'ailleurs être rapproché du « plastochrone », c'est-à-dire du temps qui s'écoule entre la formation de deux nœuds foliaires successifs (Boureau 1954, 1956, 1957).

Il faut aussi mentionner les rapports étroits qui paraissent exister entre la croissance et les mouvements révolutifs ; l'observation d'une tige d'*Asparagus medeoloides* pendant sa nutation montre que seuls les deux ou trois derniers entre-nœuds visibles sont intéressés par le mouvement, or ces derniers entre-nœuds sont également les seuls qui soient en voie de croissance.

La croissance particulière des régions volubiles de l'*Asparagus medeoloides*, qui est très active et nettement rythmée, entraîne la formation de tiges de grandes dimensions, constituées d'entre-nœuds beaucoup plus longs que ceux des tiges dressées. Ce type de croissance, propre à ces tiges, semble avoir une relation étroite avec les mouvements révolutifs.

L'application d'acide gibbérellique sur les apex des tiges de l'*Asparagus medeoloides* n'a jamais provoqué, chez les individus traités, de tendance au port volubile. La croissance globale n'a pas été sensiblement modifiée ; nous avons seulement remarqué dans certains cas, une sorte d'accélération plus ou moins durable de l'allongement qui affecte la durée de la croissance et qui apparaît surtout sur les courbes moyennes de l'accroissement. L'acide gibbérellique semble avoir une action sur le développement des entre-nœuds qui sont généralement moins nombreux et plus longs chez les plantes traitées. Les modifications de la croissance provoquées par le traitement ne sont pas, à notre avis, assez nettes pour permettre une interprétation valable.

Conclusion

Si l'étude de la croissance des tiges principales de l'*Asparagus medeoloides*, à la suite du traitement gibbérellique, ne nous a pas donné les résultats escomptés, nous avons cependant, grâce à cette série d'expériences, pu mettre en évidence les caractères particuliers de la croissance dans les régions volubiles.

Chapitre VII

MODIFICATIONS MORPHOLOGIQUES ET ANATOMIQUES PROVOQUÉES CHEZ L'*ASPARAGUS MEDEOLOIDES* PAR UN TRAITEMENT GIBBÉRELLIQUE

Si le traitement gibbérellique n'a pas entraîné de changements importants dans la croissance en longueur des tiges de l'*Asparagus medeoloides*, l'aspect des plantes a été, par contre, sensiblement modifié (Courtot 1962*b* et *c*). Les tiges sont beaucoup plus grêles et les cladodes acquièrent des formes très différentes de celles des plantes témoins. Nous étudierons successivement les modifications qui affectent les cladodes et celles qui concernent les tiges.

A. — Action de l'acide gibbérellique sur les cladodes

Comme nous l'avons dit précédemment, les tiges de l'*Asparagus medeoloides* portent de très petites

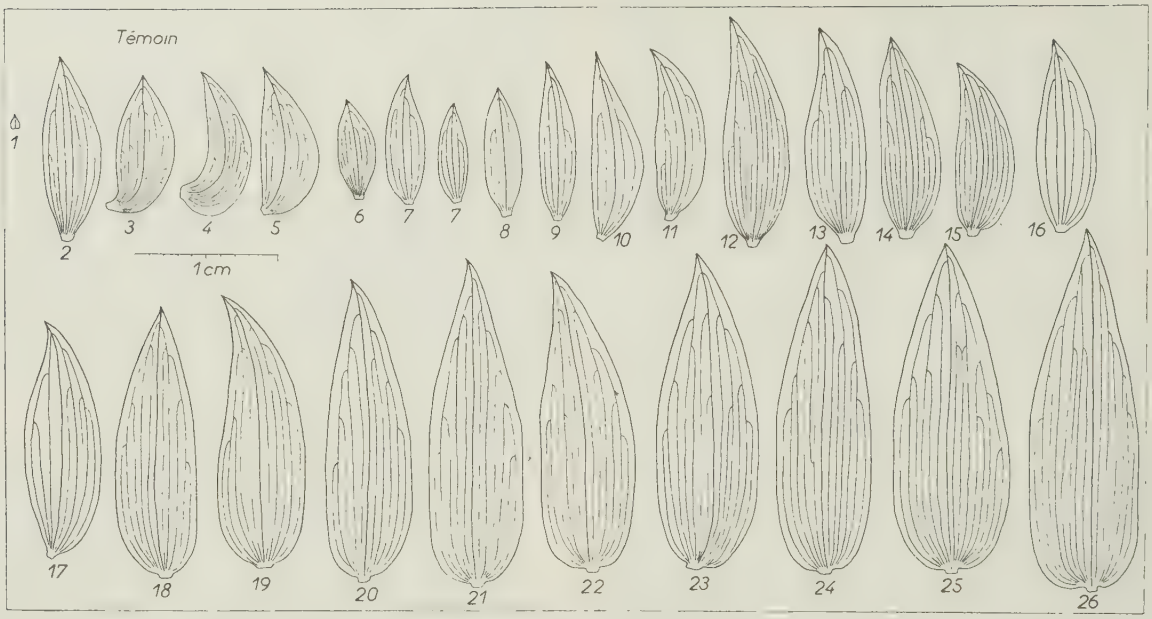


FIG. 36. — Cladodes d'une plante témoin ; les numéros des cladodes correspondent au numéro du nœud d'insertion.

feuilles alternes, écailleuses. A l'aisselle de chacune d'elles se développe un rameau aplati, foliacé, appelé « cladode ». Chez les plantes témoins, les cladodes portés par un court pédoncule sont largement étalés ; leur partie basilaire est plus ou moins arrondie et leur extrémité se termine en pointe. La forme et les dimensions de ces rameaux varient avec leur niveau d'insertion sur la tige.

Sur la figure 36 nous avons représenté tous les cladodes d'une plante témoin, numérotés de la base au sommet de la tige ; les cladodes portés par les nœuds inférieurs sont généralement plus petits et ont souvent une forme légèrement arquée, tandis que ceux qui sont insérés dans la partie moyenne et supérieure de la tige sont largement étalés. Tous les cladodes des plantes témoins sont parcourus par de nombreux faisceaux libéro-ligneux qui sont schématisés sur nos dessins.

La figure 37 montre l'aspect des cladodes d'une plante traitée ; ces cladodes sont moins nombreux (19 au lieu de 26) et les 5 premiers, portés par les nœuds inférieurs, ont une forme comparable à celle des témoins. Par contre, les cladodes insérés sur les nœuds des régions moyenne et supérieure de la tige (du sixième au dix-neuvième) sont plus allongés et moins larges que chez les témoins et les faisceaux libéro-ligneux sont d'autant moins nombreux qu'on se rapproche plus du sommet de la tige.

Pour rendre compte de ces faits, nous avons mesuré, pour les plantes témoins et pour les plantes traitées, la longueur et la largeur de tous les cladodes. Nous avons ensuite calculé pour chaque cladode le rapport $\frac{longueur}{largeur}$ soit $\frac{L}{l}$. A l'aide de ces données, nous avons établi, pour chaque plante, le graphique des variations

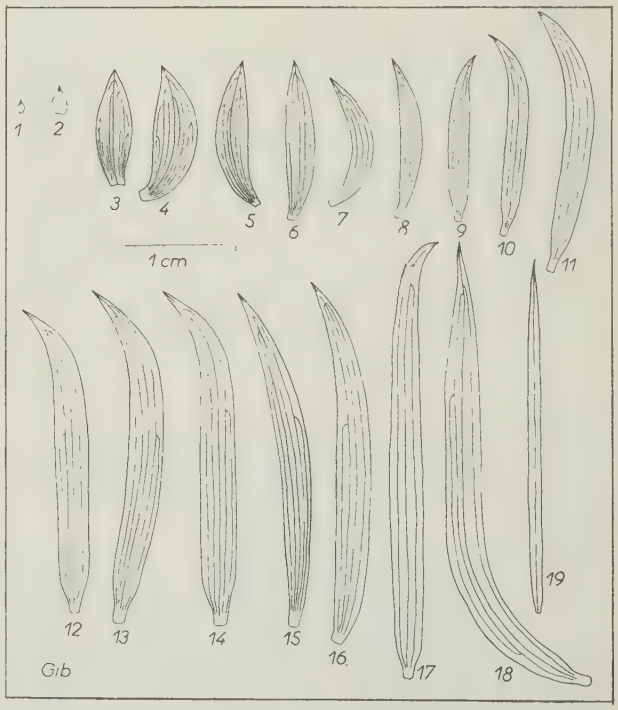


FIG. 37. — Cladodes d'une plante traitée.

de *L/l* en fonction du numéro du nœud qui porte le cladode. La figure 38 représente les courbes de variations de *L/l* pour les témoins.

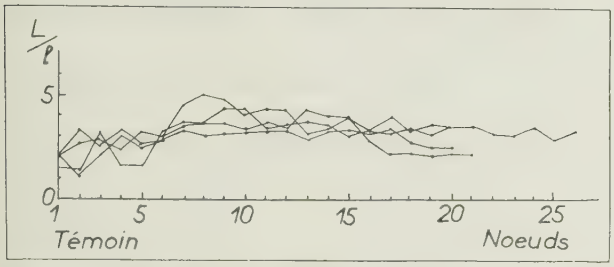


FIG. 38. — Courbes de variations de *L/l* pour les cladodes des plantes témoins.

Ce rapport varie de 1 à 5 et les valeurs les plus nombreuses sont comprises entre 2 et 4, ce qui signifie que les cladodes des plantes témoins sont généralement de 2 à 4 fois plus longs que larges.

Les variations de *L/l* pour les cladodes des plantes traitées sont données par la figure 39 ; le rapport est faible pour les cladodes insérés sur les nœuds inférieurs, mais il devient rapidement supérieur à 5 dès le troisième ou le sixième nœud, et la plupart des valeurs sont comprises entre 8 et 15.

Les cladodes des plantes traitées sont donc généralement de 8 à 15 fois plus longs que larges. Dans un cas extrême, qui est représenté sur la figure 37 (cladode n° 19), le dernier cladode différencié sur la tige est 32 fois plus long que large.

FIG. 39. — Courbes de variations de *L/l* pour les cladodes des plantes traitées dès le début de leur développement.

Ces deux graphiques montrent nettement que l'application d'acide gibbérellique sur les apex des tiges de l'*Asparagus medeoloides*, dès le début de leur développement, entraîne des modifications importantes dans la forme des cladodes. Nous nous sommes demandé si ces variations de forme dépendaient de l'âge de la plante au moment du premier traitement ou de la quantité d'acide gibbérellique appliquée. Sur certaines plantes nous n'avons appliqué le traitement gibbérellique que lorsque les tiges principales présentaient plusieurs entre-nœuds bien différenciés, et sur d'autres, nous n'avons fait qu'une seule application.

La courbe *A* de la figure 40 correspond aux variations du rapport *L/l* pour l'ensemble des cladodes d'une plante qui mesurait une dizaine de centimètres de hauteur et présentait huit cladodes lorsque le traitement a débuté (ce traitement a été fait tous les deux jours jusqu'à la fin de la croissance de la tige principale). Pour les cladodes insérés sur les nœuds inférieurs dont le développement a précédé l'application d'acide gibbérellique, *L/l* est voisin de 3. Ce rapport augmente ensuite rapidement pour atteindre des valeurs comparables à celles obtenues avec des plantes traitées à un stade plus jeune. L'acide gibbérellique agit donc sur la forme des cladodes, quel que soit le moment de la première application.

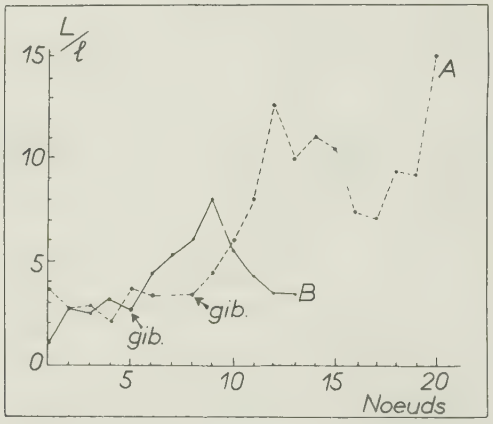


FIG. 40. — *A*, courbe de variations de *L/l* pour une plante qui mesurait une dizaine de centimètres au moment du traitement ; *B*, courbe de variations de *L/l* pour une plante qui a reçu une seule application d'acide gibbérellique.

La courbe *B* de la figure 40 donne les variations de *L/l* pour les cladodes d'une plante qui a reçu *une seule application* d'une solution d'acide gibbérellique à 100 mg/l. L'effet de l'acide gibbérellique sur la forme des cladodes se manifeste rapidement mais moins fortement que lorsque le traitement était répété tous les 2 jours ; *L/l* augmente jusqu'à 8, puis diminue progressivement et les cladodes portés

par les nœuds supérieurs de la tige principale ont sensiblement la même forme que les témoins : *L/l* est à nouveau voisin de 3. Le traitement unique provoque un allongement des six cladodes qui se développent immédiatement après l'application et l'effet est maximum pour le quatrième.

Ces différents résultats tendraient à montrer que l'application d'acide gibbérellique sur les tiges d'*Asparagus medeoloides* provoque un net allongement des cladodes, accompagné d'une diminution de leur largeur ; cet effet se manifeste quel que soit le moment du début du traitement, et son intensité, ainsi que sa durée, paraissent étroitement liées à la quantité d'acide gibbérellique appliquée.

Les variations dans la forme des cladodes s'accompagnent de modifications anatomiques. Les cladodes montrent, dans leur partie médiane, des faisceaux libéro-ligneux sensiblement parallèles qui ont tendance à s'unir dans les régions apicale et marginale. Nous avons relevé le nombre de faisceaux libéro-ligneux parcourant la région médiane de tous les cladodes d'une plante témoin et d'une plante traitée.

La figure 41 donne les deux courbes de variations du nombre de faisceaux des cladodes en fonction du numéro du nœud ; la courbe inférieure correspond à la plante traitée et la courbe supérieure, au témoin. Pour les cladodes insérés sur les nœuds inférieurs, les deux courbes sont voisines ; dès le dixième nœud, elles s'écartent largement l'une de l'autre et le dix-neuvième et dernier cladode de la plante traitée ne présente plus qu'un seul faisceau alors que le témoin, au même niveau, en comporte 11. Chez les plantes témoins, le nombre de faisceaux libéro-ligneux pour chaque cladode tend à augmenter au fur et à mesure qu'on s'élève vers l'apex, tandis que chez les plantes traitées, il diminue.

Le changement de forme des cladodes, provoqué par le traitement gibbérellique, s'accompagne donc d'une réduction importante du nombre des faisceaux libéro-ligneux. La constitution des faisceaux est également modifiée et nous aurons l'occasion de revenir plus loin (Chap. XIII) sur la structure particulière des cladodes.

Nous nous sommes demandé si l'allongement des

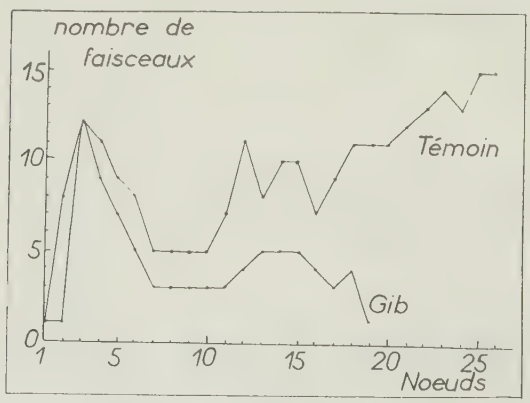


FIG. 41. — Courbes de variations du nombre des faisceaux libéro-ligneux des cladodes en fonction du numéro du nœud ; *courbe supérieure :* plante témoin ; *courbe inférieure :* plante traitée.

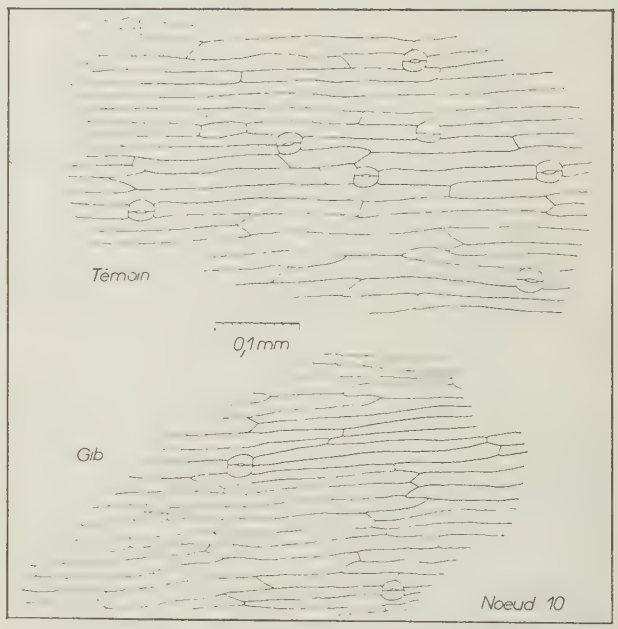


FIG. 42. — Cellules épidermiques de cladodes témoin et gibbérelliné insérés sur le nœud n° 10.

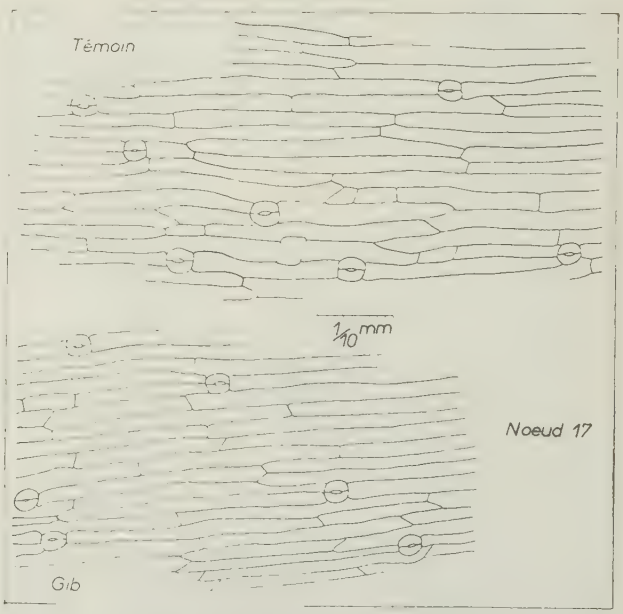


FIG. 43. — Cellules épidermiques de cladodes témoin et gibbérelliné insérés sur le nœud n° 17.

cladodes des plantes traitées ne résulte pas, par exemple, d'un allongement des cellules. Sur des cladodes, témoins et traités, de même niveau, nous avons prélevé des fragments d'épiderme que nous avons dessinés à la chambre claire (fig. 42 et 43).

La longueur des cellules épidermiques ne paraît pas sensiblement modifiée sur les échantillons gibbérellinés. On remarque seulement, surtout pour le nœud 10, que les cellules épidermiques sont généralement plus étroites, mais cette réduction des dimensions transversales, quoique nette, est relativement peu importante.

B. — Action de l'acide gibbérellique sur la structure anatomique de la tige de l'*Asparagus medeoloides*

Pour faire cette étude, nous avons effectué des coupes transversales à des niveaux comparables (entre-nœud 10, 17 et 19) dans la tige d'une plante gibbérellinée qui présentait 19 entre-nœuds et dans une tige témoin qui en comptait 26.

Les entre-nœuds n° 10, 17 et 19 mesuraient respectivement 12 mm, 18 mm et 19 mm de longueur pour le témoin, et 17 mm, 16 mm, 9 mm pour la plante traitée. La figure 44 donne les schémas des coupes transversales faites dans la partie moyenne des différents entre-nœuds. L'effet du traitement se traduit à première vue, par des différences assez marquées dans le diamètre de la tige et dans la forme de la section transversale. Le diamètre de la tige gibbérellinée est toujours plus petit que celui du témoin et ce caractère s'accentue encore pour l'entre-nœud 19. La section de la tige n'est pas circulaire ; elle présente chez les témoins, trois expansions latérales que l'on retrouve à tous les niveaux, même au-dessus du dix-neuvième entre-nœud. Pour la plante traitée, la section de la tige montre également à la base (entre-nœud 10), trois expansions latérales, mais elles sont moins développées que chez le témoin ; dans la partie supérieure, la forme de la section de la tige gibbérellinée est encore plus modifiée : l'entre-nœud 17 n'a que deux expansions et le dernier entre-nœud (le dix-neuvième) n'en a plus qu'une seule.

Pour les deux plantes (témoin et traitée) on retrouve à tous les niveaux les mêmes régions histologiques : épiderme, parenchyme cortical chlorophyllien, assise amylifère lignifiée, cylindre central ; cependant le cylindre central est toujours nettement plus petit dans la tige gibbérellinée. Ce caractère s'accompagne de variations dans le nombre et l'importance des faisceaux libéro-ligneux. L'entre-nœud 10 présente, dans les deux cas, 8 faisceaux libéro-ligneux ; les entre-nœuds 17 et 19 ont respectivement 9 et 8 faisceaux pour le témoin et 5 et 2 pour la tige traitée. Dans tous les cas, les faisceaux libéro-ligneux de la

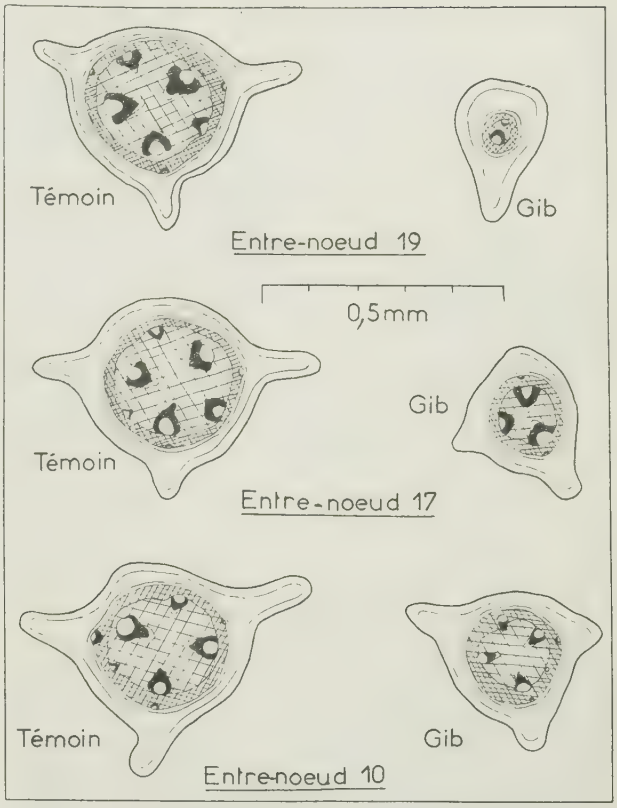


FIG. 44. — Schémas des coupes transversales effectuées à différents niveaux dans la tige principale d'une plante témoin et d'une plante gibbérellinée.

plante gibbérellinée sont nettement plus petits que ceux de la tige témoin et comportent moins d'éléments vasculaires. Les petits faisceaux libéro-ligneux sont à peine visibles sur la figure 44 en raison de la réduction du dessin.

La figure 45 représente les dessins de détail des coupes transversales effectuées dans le dix-neuvième entre-nœud d'une plante témoin et d'une plante gibbérellinée ; ces dessins sont limités au cylindre central et à l'assise amylifère. La tige gibbérellinée a un cylindre central environ 3 fois plus étroit que celui de la tige non traitée. Dans les deux cas, l'assise amylifère est lignifiée et les régions externes du cylindre central sont fortement sclérifiées. La tige gibbérellinée présente, dans son centre, encore quelques cellules de parenchyme, alors que la région centrale de la tige témoin est formée uniquement de cellules sclérenchymateuses. Ces dessins mettent en évidence la structure des faisceaux libéro-ligneux. La tige témoin montre 8 faisceaux : 3 petits faisceaux externes situés parmi les fibres sclérifiées et 5 gros faisceaux localisés à la périphérie de la moelle. Les faisceaux externes comportent peu d'éléments : le massif libérien est formé de quelques cellules et les vaisseaux du bois

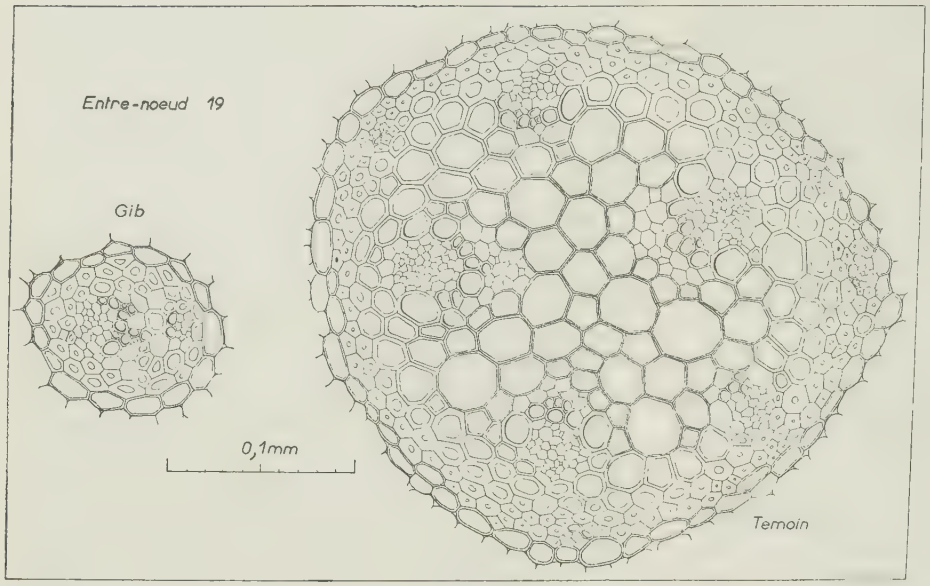


FIG. 45. — Dessins de détail des coupes transversales effectuées dans le 19e entre-nœud d'une plante témoin et d'une plante gibbérellinée.

sont au nombre de 2 ou 3. Les faisceaux internes par contre, sont bien développés : les vaisseaux de bois disposés suivant un V entourent le massif libérien formé de nombreuses cellules.

Dans la tige traitée, on ne trouve que 2 faisceaux libéro-ligneux : un petit et un gros. Le petit faisceau, situé dans les fibres, a la même constitution que les faisceaux externes de la tige témoin, tandis que le gros faisceau qui a une position plus centrale, présente la même structure que les faisceaux internes de la tige témoin. Il semble donc que les deux seuls faisceaux libéro-ligneux qui se sont différenciés dans la tige traitée, représentent par leur structure et leur position les deux sortes de faisceaux que l'on trouve habituellement dans les tiges témoins.

L'application d'acide gibbérellique sur les tiges de l'*Asparagus medeoloides* provoque un changement dans la forme et le diamètre de la section des tiges principales. Ces modifications s'accompagnent de variations anatomiques qui affectent surtout le système libéro-ligneux : les faisceaux sont moins nombreux et comportent moins d'éléments vasculaires. Ces variations sont d'autant plus importantes qu'on se rapproche plus de l'apex.

CONCLUSION

L'acide gibbérellique, qui s'est révélé pratiquement inefficace sur la croissance longitudinale des tiges principales de l'*Asparagus medeoloides*, a, en revanche, modifié profondément la morphologie et l'anatomie des cladodes et des tiges. L'application d'acide gibbérellique provoque un allongement important des cladodes, accompagné d'une diminution de leur largeur et d'une grande réduction du nombre des faisceaux libéro-ligneux. Cet effet se manifeste quel que soit le moment du début du traitement, et il paraît étroitement lié à la quantité d'acide gibbérellique appliquée.

Les résultats que nous avons obtenus avec les cladodes de l'*Asparagus medeoloides* après traitement gibbérellique, semblent confirmer l'opinion de CHOUARD (1958), qui écrivait que ce sont les organes de forme naturellement rubanée, ou à nervures parallèles qui réagissent le plus fortement.

Les tiges traitées ont en coupe transversale une forme différente de celle des tiges témoins. Le diamètre de la section est plus petit et les faisceaux libéro-ligneux sont moins nombreux et comportent moins d'éléments vasculaires. Ces variations, qui affectent les cladodes et les tiges, sont d'autant plus importantes qu'on se rapproche plus de l'apex.

TROISIÈME PARTIE

INFLUENCE DE LA LUMIÈRE SUR LE DÉVELOPPEMENT DE L'*ASPARAGUS MEDEOLOIDES*

Parmi les facteurs externes physiques qui ont une influence sur le développement des végétaux supérieurs, la lumière est sans doute un des plus importants et ses effets sur la morphogenèse ont depuis longtemps attiré l'attention de nombreux chercheurs. On sait que d'une façon générale, la lumière favorise la formation de la chlorophylle, le développement des feuilles et retarde la croissance en longueur ; les entre-nœuds d'une tige sont d'autant plus courts et les nœuds plus rapprochés que la lumière est plus intense. Il faut cependant signaler quelques exceptions à cette règle : la tige hypocotylée du *Viscum album* (Wiesner 1879-1882), les entre-nœuds âgés d'*Hedera helix*, de *Tropeolum majus*, les portions inférieures des feuilles de *Vitis vinifera*, de l'*Ampelopsis quinquefolia* et du *Bignonia capreolata*. Pour Knight, cité par Sachs (1874), ces organes qui réagissent différemment à la lumière, sont doués d' « héliotropisme négatif », par opposition aux « organes positivement héliotropiques », sur lesquels nous reviendrons plus loin. L'action de la lumière sur les végétaux peut être envisagée sous différents aspects : l'influence de l'éclairement, l'action des diverses longueurs d'onde et la photopériodicité qui depuis les études de Garner et Allard (1920) a fait l'objet de très nombreux travaux.

Nous nous proposons, dans cette partie, d'étudier le comportement de l'*Asparagus medeoloides* soumis à des éclairements différents et nous analyserons plus particulièrement les variations de la croissance ainsi que les modifications morphologiques et anatomiques.

Chapitre VIII

HISTORIQUE

Nous allons rappeler brièvement les principaux travaux qui ont permis de mettre en évidence l'action de la lumière sur la croissance et la morphogenèse des plantes. Bien que l'intensité de la photosynthèse augmente avec l'éclairement et que la croissance des plantes dépende dans une certaine mesure, des échanges photosynthétiques, nous laisserons de côté les recherches portant directement sur ce phénomène. Il ne sera pas question non plus de l'action des diverses longueurs d'onde et de l'influence de la durée de l'éclairement sur la floraison, c'est-à-dire du photopériodisme.

Le rôle de la lumière sur le développement a été étudié activement depuis fort longtemps car on trouve déjà des références dans les anciens ouvrages de Botanique. Il semble bien que Ray (1686-1704), dans son *Historia plantarum* soit le premier botaniste qui ait décrit les principaux aspects de l'étiolement et qui ait pensé que ces caractères particuliers étaient dus au manque de lumière. Ensuite, Bonnet (1754) aurait été le premier expérimentateur sur ce sujet. Plus tard de Candolle (1806 et 1832) a observé que des espèces différentes se comportent de manière variable à la lumière. D'après Sachs (1874), Kraus (1869) a été sans doute l'un des premiers auteurs qui ait donné une interprétation du phénomène : pour lui l'étiolement consiste en une augmentation considérable de la longueur des cellules, accompagnée dans beaucoup de cas d'une augmentation du nombre de ces cellules. Bien que les premiers travaux aient eu

une influence sur les recherches ultérieures, il faut cependant déplorer avec SACHS (1874) le manque de précision de ces expériences, dû essentiellement à l'absence de méthode permettant de mesurer l'éclairement. On en était réduit à cette époque à désigner les éclairements par des expressions empiriques : jour sombre, jour nuageux, jour clair par exemple. De plus, c'est seulement le début de l'emploi de la lumière rayonnée par des corps incandescents (les premières tentatives de culture en lumière électrique auraient été faites par HERVÉ-MANGON en 1861). Seul WOLKOFF, d'après SACHS, avait fait quelques mesures précises en utilisant un procédé photométrique.

En 1874, dans son *Traité de Botanique*, SACHS consacre tout un chapitre à l'action de la lumière sur la végétation et un autre à l'action de la lumière sur l'accroissement en longueur. Il conclut en émettant l'hypothèse qu'il existe chez les végétaux deux types de cellules : les unes, appartenant aux organes *positivement héliotropiques*, seraient gênées par la lumière dans leur allongement et les autres, celles des organes *négativement héliotropiques*, seraient au contraire favorisées par ce facteur dans leur allongement. WIESNER (1879-1882) a étudié l'influence de l'intensité de la lumière sur la croissance des tiges de *Lepidium sativum ;* il a constaté que l'accroissement était moindre à la lumière solaire qu'à la lumière diffuse ; lorsque la lumière diffuse diminue d'intensité, l'action retardatrice de la lumière ne diminue pas de façon continue, mais passe par un maximum correspondant à une certaine intensité, à partir de laquelle l'action retardatrice va en diminuant constamment.

En 1895, BONNIER a étudié l'influence de la lumière électrique continue, fournie par des lampes à arc, sur la structure des plantes : il pense que l'emploi de la lumière électrique continue produit une sorte d'« étiolement vert », car les deux principaux caractères obtenus sont la surabondance de la chlorophylle, qui peut même apparaître dans des éléments qui n'en contiennent pas habituellement, et la simplification de la structure (tissu palissadique moins développé, cellules corticales peu différenciées). L'emploi de la lumière électrique discontinue provoque des modifications du même ordre que la lumière solaire discontinue. Pour BONNIER, l'une des causes des changements de structure observés serait la continuité de la lumière, indépendamment de sa nature et de son intensité.

Parmi les travaux relativement anciens il y a lieu de faire une part importante à l'ouvrage de MacDOUGAL (1903) : *The influence of light and darkness upon growth and development.* Les auteurs modernes de langue anglaise s'accordent d'ailleurs pour dire que cet ouvrage constitue véritablement le point de départ des recherches dans ce domaine. MacDOUGAL a étudié près de 100 espèces appartenant à des groupes très divers (Monocotylédones, Dicotylédones, Ptéridophytes), il a étudié en particulier, le développement et la croissance de l'*Asparagus officinalis* en chambre noire et en serre. D'après cet auteur, les tiges étiolées d'*Asparagus* ont un aspect différent des tiges normales : elles sont couchées sur le sol et leur apex est incurvé vers le haut géotropiquement ; ces tiges ne portent pas de cladodes, alors que les tiges normales, développées en serre, ont des cladodes fasciculés comme en plein air. Les coupes anatomiques des deux sortes de tiges montrent des différences importantes concernant le développement et la différenciation des tissus (cellules moins lignifiées, faisceaux cribro-vasculaires plus petits etc.). MacDOUGAL conclut que pour certaines plantes, l'allongement des tiges étiolées est accompagné d'un accroissement du nombre des cellules épidermiques, mais cela ne serait pas une règle générale. La ramification des tiges cultivées à l'obscurité est habituellement faible, de même que la différenciation des tissus. Cependant, on peut faire une objection aux expériences de cet auteur : les plantes étaient cultivées à l'obscurité mais MacDOUGAL les éclairait quelques instants pour faire ses observations ; or nous savons maintenant, grâce aux nombreuses recherches faites sur le photopériodisme, qu'il suffit de quelques minutes d'éclairement pour provoquer des changements importants dans la morphologie des plantes et dans leur croissance (cf. BÜNNING, CHOUARD, etc.).

En dehors de cet important ouvrage de langue anglaise, d'autres auteurs, au début du XX^{e} siècle ont étudié également l'influence de la lumière. PFEFFER (1912) estime que l'étiolement résulte surtout d'une excitation provoquée par le manque de lumière.

En 1909, COMBES a cherché à déterminer les éclairements optimums pour les végétaux, aux divers stades de leur développement. Il a étudié également l'influence de l'intensité de l'éclairement sur le développement général, la croissance et la forme des plantes. Cet auteur utilisait pour source lumineuse, la lumière solaire atténuée à l'aide de toiles faites de tissus à fils épais et à mailles plus ou moins larges. Les résultats les plus importants de ce travail sont les suivants :

1° L'éclairement optimum n'est pas le même pour toutes les plantes et peut être supérieur à la lumière solaire normale, ce qui explique que certaines plantes se plaisent mieux à l'ombre et d'autres au soleil. Il faut d'ailleurs souligner à ce sujet, comme le fait remarquer HELLER, que COMBES, au cours de ses expériences, a mis en évidence les différences qui existent entre les plantes dites *plantes de soleil* (Germandrée) et les plantes dites *plantes d'ombre* (Amaranthe).

2° Pour une espèce donnée, l'éclairement optimum peut varier suivant l'état du développement : il est d'autant plus élevé que le développement est plus avancé. Ces différences s'expliquent en général par l'action de l'éclairement sur la photosynthèse (HELLER 1960).

A la suite des progrès faits dans la technique de l'expérimentation et avec l'emploi de sources lumineuses artificielles, les recherches sur l'action de la lumière ont été très nombreuses depuis le début du XX^{e} siècle et on les trouve relatées dans beaucoup d'ouvrages de physiologie moderne. Certains auteurs ont essayé d'expliquer le mécanisme de l'allongement des plantes sous une faible intensité lumineuse ou à l'obscurité. Nous citerons ici seulement les travaux les plus importants et nous résumerons brièvement les principales conclusions.

BLAAUW, connu surtout par ses travaux sur le thermopériodisme des plantes bulbeuses, avait en 1914 étudié l'action de la lumière sur la croissance du sporangiophore de *Phycomyces niveus ;* cet auteur a défini une quantité de lumière comme le produit de son intensité par la durée d'application. La réponse à l'action de la lumière s'est montrée complexe et variable ; le sporangiophore de *Phycomyces niveus* subit une accélération de sa croissance pour toute quantité de lumière inférieure à 4 000 lx/s, et la courbe, représentant ce phénomène, que l'on retrouve dans beaucoup d'ouvrages de physiologie, n'est pas une fonction simple.

En étudiant le développement de haricots et de fèves étiolés, BROTHERTON et BARTLETT (1918) ont cherché à mettre en évidence une relation entre la croissance étiolée et les phénomènes de division cellulaire et d'allongement des cellules ; en comparant des cellules épidermiques prélevées sur des tiges étiolées et sur des tiges normales, ils estiment que la différence de longueur observée sur les deux sortes de tiges, doit être attribuée simultanément aux deux phénomènes, mais dans une proportion inégale : 1/3 de l'accélération de croissance serait dû à une augmentation du nombre des cellules et 2/3 à l'allongement cellulaire ; selon ces auteurs le pourcentage des deux processus serait inversement proportionnel à l'intensité lumineuse. Cet allongement des cellules par étiolement a d'ailleurs été observé dans beaucoup d'autres cas et il augmente avec une diminution de l'éclairement ; cette constatation a été faite non seulement sur les plantes supérieures chlorophylliennes mais aussi sur les champignons (CASTLE et HONEGMAN 1935). Pour POPP (1926) l'allongement de la tige varie en sens inverse de l'intensité de l'éclairement mais l'épaisseur de la tige serait directement proportionnelle à cette intensité.

PRIESTLEY (1926 *a* et *b*) a étudié les effets de l'obscurité sur *Vicia faba* et *Pisum sativum ;* il a observé des différences anatomiques et cytologiques importantes qu'il interprète par une redistribution de la croissance méristématique dans l'apex des tiges étiolées. Les recherches d'AVERY, BURKHOLDER et CREIGHTON (1937) sur le coléoptile d'*Avena*, celles de WENT (1931) sur les tiges de *Pisum*, de STOLWIJK (1952 et 1954) sur les *Cosmos* et celles de STOLWIJK et ZEEWAART (1955) sur les *Hyoscyamus* montrent que les effets de la lumière se manifestent plutôt sur l'allongement cellulaire. Cependant pour le développement même des premiers entre-nœuds d'*Avena*, AVERY et ses collaborateurs (1937) reconnaissent que le nombre des cellules diminue avec l'augmentation de l'éclairement sans changement dans les dimensions des cellules.

En 1961, BURSTRÖM, dans une mise au point relative à l'action des phénomènes physiques sur l'allongement des cellules, envisage en particulier, le problème de l'étiolement provoqué par l'obscurité ou par un faible éclairement. Il semble que pour les hyphes des *Phycomyces* et les prothalles des Fougères, l'étiolement s'explique par un allongement des cellules individuelles, la réaction se passerait uniquement au niveau cellulaire. Pour les organes multicellulaires, il n'en serait pas de même, bien qu'HENDRICKS (1956) assure que c'est un fait général. Selon BURSTRÖM, il n'est pas certain que l'allongement des organes dépendent uniquement de l'allongement des cellules et non de leur multiplication.

Cet historique n'a nullement la prétention d'être complet, nous nous sommes contenté de rappeler ici les travaux qui nous ont paru les plus importants, nous avons volontairement laissé de côté les effets des radiations de couleurs différentes ou de longueurs d'onde variables dont BORTHWICK et HENDRICKS (1961) ont fait récemment une mise au point. La croissance et la structure d'un certain nombre de plantes ont déjà été étudiées sous des éclairements différents mais il semble que l'on ne connaisse encore que très imparfaitement les mécanismes qui sont responsables de l'allongement. L'allongement des cellules joue certainement un rôle et peut, dans certains cas, être seul en cause, mais il paraît difficile d'admettre que, dans tous les cas, l'allongement cellulaire puisse à lui seul expliquer la croissance en longueur plus importante que l'on observe à l'obscurité ou sous de faibles intensités lumineuses.

En dehors de ces recherches « physiologiques » effectuées surtout au laboratoire, il faut également mentionner les applications pratiques de l'influence de l'éclairement sur la végétation. ROUSSEL (1953) a étudié les conditions de lumière qui règnent dans les sous-bois résineux et feuillus des forêts du Haut-Doubs, il a essayé de déterminer les exigences en lumière pour l'installation et le développement des essences les plus importantes : le sapin et l'épicéa. Il semble d'après ces travaux, qu'une étude précise des conditions d'éclairement en sylviculture permettrait sans doute, en apportant certains aménagements, d'obtenir de meilleurs résultats.

CHAPITRE IX

MATÉRIEL ET CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

Avant d'exposer nos observations personnelles, nous commencerons par décrire les conditions expérimentales qui nous ont permis d'obtenir les différents éclairements.

A. — Source lumineuse

Nous avons utilisé comme source lumineuse la lumière artificielle, fournie par une batterie de 4 tubes « Phytor ». Ces tubes, couramment utilisés dans les laboratoires et dans les phytotrons, ont été mis au point grâce aux recherches de BOUILLENNE et FOUARGE (1953*a*, 1953*b*, 1954*a*, 1954*b* et 1955). De nombreux essais de culture en lumière artificielle avaient été faits auparavant ; on a d'abord utilisé des lampes à filaments, mais elles présentent des inconvénients : elles chauffent fortement et leur spectre, trop pauvre en radiations bleues et rouges, ne permet pas d'obtenir une photosynthèse normale. L'emploi de tubes de lumière fluorescente a apporté un grand progrès et les recherches dans ce domaine ont finalement abouti à la constitution d'un éclairage totalement fluorescent dont le spectre est sensiblement conforme aux courbes d'efficacité photosynthétique ; on a réuni en un seul tube « Phytor CRHLg » les longueurs d'ondes utiles ; le spectre d'émission de ces tubes comporte deux maximums, l'un dans le rouge, l'autre dans le bleu, le maximum le plus important étant situé dans le rouge.

Les nombreuses expériences faites avec ce type d'éclairage montrent qu'il correspond en qualité et en intensité aux exigences d'un grand nombre de plantes (BOUILLENNE-WALRAND 1957). Ces tubes sont placés dans un appareil réflecteur, aéré, mobile, suspendu au moyen de chaînes qui permettent de régler facilement la position de la source lumineuse par rapport aux plantes.

B. — Intensité lumineuse et éclairement

Ces deux termes sont souvent employés indifféremment par les auteurs et provoquent des confusions. D'après HELLER (1960), l'intensité lumineuse désigne la source, tandis que l'éclairement concerne la réception de la lumière sur un objet. Nous nous conformerons donc à ces définitions et nous utiliserons le terme d'éclairement pour qualifier la quantité de lumière reçue au niveau des plantes.

C. — Unités d'éclairement

Plusieurs unités lumineuses sont utilisées : le lux, le phot et le foot-candle des auteurs britanniques. La base de toutes ces unités est la *bougie* internationale dont la définition est empirique. Le flux émis par une lampe d'une bougie supposée ponctuelle et diffusant également dans toutes les directions est de 1 *lumen par stéradian*. Le stéradian est l'angle solide ayant un sommet au centre d'une sphère et découpant sur la surface de cette sphère une aire égale à celle d'un carré ayant pour côté le rayon de la sphère (R^2). La surface de la sphère est égale à $4\pi R^2$; une bougie rayonne donc dans tout l'espace un flux total de 4 lumens puisque l'espace entier correspond à un angle solide de 4π stéradians.

— le *lux* est égal à un lumen par m^2 ; c'est l'éclairement d'une surface située à un mètre d'une bougie internationale (1 lx = 1 bougie-mètre).

— le *phot* est égal à un lumen par cm^2 (1 phot = 10 000 lx).

— le *foot-candle* (fc) des auteurs britanniques est l'éclairement d'une surface située à un pied (0,3048 m) d'une bougie internationale :

$$1 \text{ fc} = \frac{1}{(0{,}3048)^2} \text{ lx} = 10{,}764 \text{ lx}$$

Pour nos expériences, nous avons utilisé comme unité d'éclairement le lux.

D. — Dispositif expérimental et mesures

Il n'est pas question d'obtenir dans nos conditions d'expériences des éclairements comparables à ceux que l'on obtient en plein air. On sait en effet que l'éclairement solaire direct correspond à des valeurs élevées, de l'ordre de 100 000 à 130 000 lx. Lorsqu'une plante est exposée en plein soleil, seules ses parties périphériques reçoivent une telle quantité de lumière ; on admet généralement qu'en moyenne, la plante reçoit environ 20 000 lx comme éclairement maximum. Beaucoup d'espèces de sous-bois se développent très bien avec un éclairement maximum moyen de 1 000 lx.

Notre but, dans cette expérience était d'obtenir des éclairements différents au niveau des plantes. Pour cela, nous avons disposé les plantes, au-dessous de la batterie de tubes « Phytor », à des distances différentes de la source lumineuse (fig. 46). Les six lots de plantes recevaient respectivement un éclairement de 3 900, 2 600, 1 700, 1 000, 660, 440 lx. L'éclairement a été continu pendant toute la durée de l'expérience, il a été mesuré régulièrement et il n'a pas varié pendant environ quatre mois. Les conditions d'éclairement obtenues par ce moyen

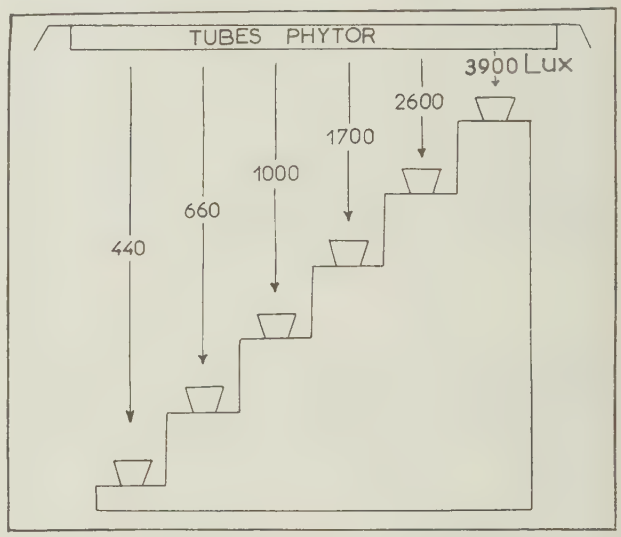


FIG. 46. — Schéma du dispositif expérimental utilisé pour obtenir au niveau des plantes des éclairements différents.

sont sans doute bien différentes de celles que l'*Asparagus medeoloides* trouve dans son milieu habituel, cette espèce étant originaire d'Afrique du Sud. Cependant, elle se développe de façon satisfaisante en serre, où l'intensité de la lumière n'est pas très élevée.

L'approvisionnement en eau a été assuré de façon constante et la température moyenne dans l'enceinte, relevée par un thermomètre enregistreur, a varié au cours de l'expérience de 20 à 25 °C, avec le plus souvent des températures comprises entre 22 et 23 °C. On est donc fondé à estimer que les différences observées dans la croissance et la morphologie des divers lots doivent être liées aux différences d'éclairement.

Quant aux plantes, les semis ont été faits en serre ; ensuite elles ont été repiquées lorsqu'elles avaient sensiblement le même aspect (quelques centimètres de hauteur) ; nos observations ne porteront que sur le développement des organes aériens.

Chaque jour, nous avons mesuré la longueur de toutes les tiges principales et nous avons également relevé les principales caractéristiques morpholo-

giques des différents lots. Les mesures nous ont permis d'établir les courbes de croissance individuelle de chaque plante, mais à partir de ces données nous avons pu également établir des courbes moyennes pour chaque lot, en fonction du temps et de l'éclairement.

CHAPITRE X

ÉTUDE BIOMÉTRIQUE DE LA CROISSANCE DE L'*ASPARAGUS MEDEOLOIDES* SOUS DIFFÉRENTS ÉCLAIREMENTS

L'influence des différents éclairements provoque assez rapidement sur l'*Asparagus medeoloides* des modifications importantes de la croissance, que nous avons mises en évidence en étudiant les courbes de croissance individuelle, les courbes de croissance moyenne et les courbes d'accroissement moyen journalier.

A. — Courbes de croissance individuelle

A partir de mesures faites chaque jour sur les plantes des différents lots, nous avons établi, en portant sur l'axe des abscisses les temps en jours et sur l'axe des ordonnées les longueurs en millimètres, les courbes de croissance individuelle des tiges principales.

1. — ECLAIREMENT : 3 900 lx

Parmi les plantes qui recevaient l'éclairement le plus intense, nous en avons choisi cinq dont la figure 47 représente les courbes de croissance. Quatre courbes correspondent à des tiges principales non volubiles et la cinquième schématise la croissance d'une tige volubile. Nous retrouvons naturellement, pour cet exemplaire, les caractères particuliers de la croissance des tiges volubiles que nous avons décrits plus haut (Chap. VI) et sur lesquels nous ne reviendrons pas. Les tiges principales non volubiles atteignent, sous cet éclairement, des longueurs finales variant de 15 à 20 cm et pour trois d'entre elles, les courbes ont sensiblement la même allure et sont caractérisées par une forme plus ou moins sigmoïde.

La croissance dure de 31 jours à 65 jours pour l'ensemble de la série. Pour les trois plantes qui montrent le plus d'analogie dans leurs courbes, la tige s'est allongée pendant un temps compris entre 31 et 42 jours. Dans ce premier lot, nous avons obtenu, pour les tiges principales non volubiles, une longueur finale relativement faible et assez voisine pour tous les individus. Cette longueur est d'ailleurs assez comparable à celle des tiges principales non volubiles cultivées en serre.

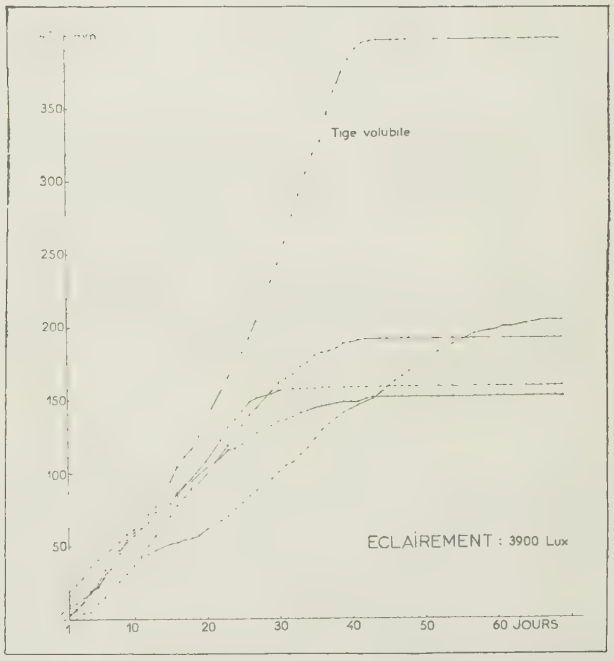


FIG. 47. — Courbes de croissance individuelle pour des tiges ayant reçu un éclairement de 3 900 lx.

2. — ECLAIREMENT : 2 600 lx

Les plantes de cette série avaient toutes des tiges principales non volubiles. La croissance pendant les 30 premiers jours est assez semblable d'un individu à un autre et l'ensemble des portions inférieures des différentes courbes forme un faisceau étroit qui tend ensuite à s'élargir (fig. 48). Les longueurs finales des tiges sont légèrement supérieures à celles du lot précédent : elles varient de 17 cm à 30 cm, mais pour quatre tiges, elles sont comprises entre 17 cm et 21 cm. La durée de la croissance est sensiblement la même que pour l'éclairement de 3 900 lx : elle se situe entre 29 et 65 jours et, pour quatre tiges, elle s'est poursuivie pendant un temps variant de 29 jours à 42 jours.

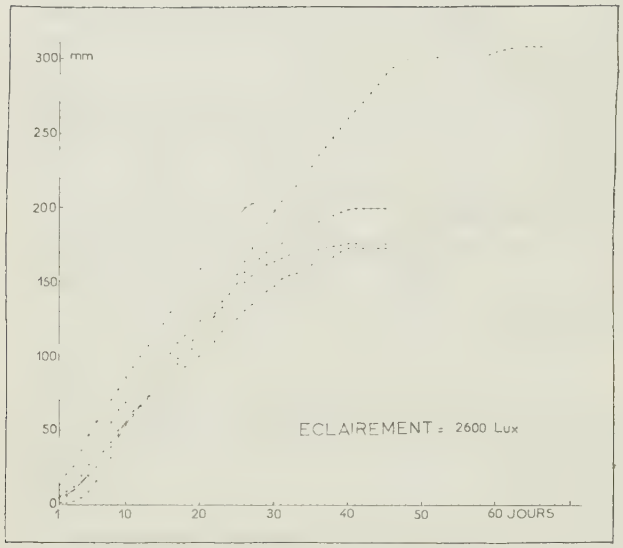


FIG. 48. — Courbes de croissance individuelle pour des tiges ayant reçu un éclairement de 2 600 lx.

Ces deux éclairements, bien que différents par leur intensité, semblent provoquer sur l'*Asparagus medeoloides* une croissance assez semblable.

3. — ECLAIREMENT : 1 700 lx

Pour cet éclairement, la longueur finale des tiges principales toutes dressées (non volubiles) semble un peu plus élevée que sous des éclairements plus intenses (3 900 et 2 600 lx) ; pour quatre tiges représentées sur la figure 49, cette longueur est comprise entre 24 cm et 30 cm, une seule tige n'atteint que 16 cm. On remarque ici encore qu'au début du développement, les courbes ont sensiblement la même forme pendant une trentaine de jours. Ensuite, pour quatre échantillons, la croissance se poursuit encore et les courbes ont tendance à s'aplatir pour former un plateau. L'accroissement des tiges continue pendant un temps variant de 34 jours à 73 jours. Pour les quatre tiges qui ont une croissance plus longue, cette période d'allongement dure de 48 à 75 jours suivant les individus.

Il semble donc que sous un éclairement de 1 700 lx, les tiges de l'*Asparagus medeoloides* ont tendance à s'allonger pendant un temps plus long que sous des éclairements plus intenses, sans toutefois que la longueur finale des tiges soit nettement modifiée.

Les trois séries de courbes données pour les éclairements de 3 900, 2 600 et 1 700 lx montrent entre elles des différences assez faibles qui portent sur le temps de croissance et sur la longueur finale des tiges ; si on compare les trois graphiques on s'aperçoit

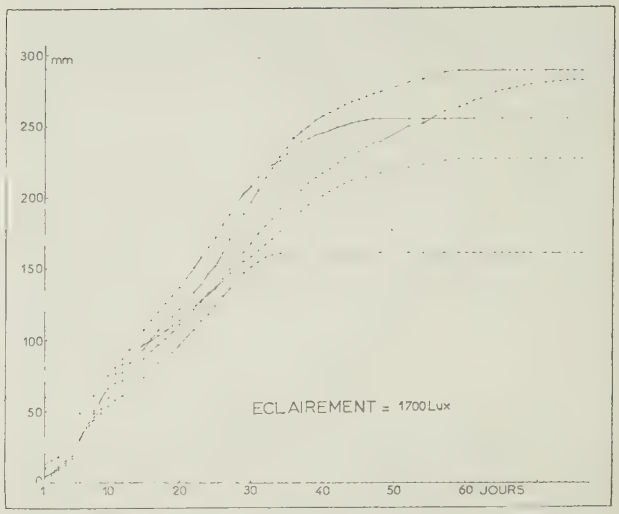


FIG. 49. — Courbes de croissance individuelle pour des tiges ayant reçu un éclairement de 1 700 lx.

que toutes les courbes ont une forme plus ou moins sigmoïde. Nous verrons qu'il n'en sera pas de même pour les éclairements suivants, plus faibles.

4. — ECLAIREMENT : 1 000 lx

Les courbes de croissance des plantes cultivées sous cet éclairement sont représentées sur la figure 50. La croissance pour les cinq plantes étudiées est assez semblable d'un individu à un autre ; bien que les courbes montrent quelques irrégularités, elles constituent encore une sorte de faisceau assez net. Ce graphique fait ressortir un allongement de la durée de la croissance par rapport aux lots précédents et la longueur finale des tiges est nettement plus grande. La durée de la croissance sous cet éclairement varie suivant les individus de 72 jours à 121 jours et les longueurs des tiges principales sont comprises entre 33 et 46 cm.

5. — ECLAIREMENT : 660 lx

Pour ce lot, qui reçoit un éclairement assez faible (inférieur à celui de nos sous-bois) nous n'avons pu conserver que trois plantes, de même que pour le lot suivant.

Les trois courbes sont irrégulières (fig. 51) et on verra dans l'étude morphologique les caractères particuliers des échantillons. En dépit des mauvaises conditions d'éclairement, les longueurs des tiges principales ont atteint des valeurs élevées, elles mesurent en effet de 43 cm à 50 cm, c'est-à-dire plus du double des valeurs obtenues pour un éclairement de 3 900 lx. La durée de la croissance est comprise entre 104 et 122 jours.

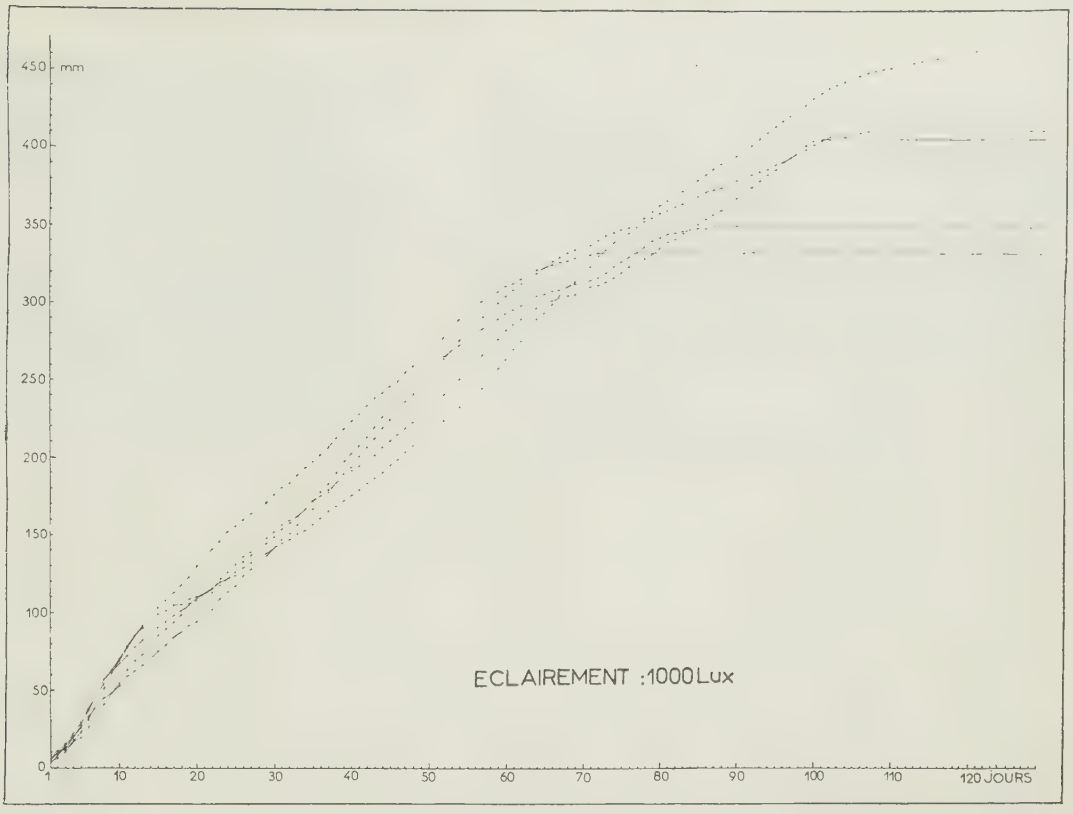


FIG. 50. — Courbes de croissance individuelle pour des tiges qui ont reçu un éclairement de 1 000 lx.

FIG. 51. — Courbes de croissance individuelle pour des tiges qui ont reçu un éclairement de 660 lx.

6. — Eclairement : 440 lx

Les trois individus qui ont résisté à l'étiolement se sont développés pendant un temps variant de 81 jours à 92 jours ; les tiges grêles mesuraient à la fin de leur croissance de 29 cm à 38 cm.

Comme pour la série précédente, les courbes sont irrégulières (fig. 52), la forme particulière des courbes sous les éclairements les moins intenses (660 lx et 440 lx) peut sans doute s'interpréter par les conditions assez défavorables auxquelles les plantes ont été soumises.

La comparaison de ces différents graphiques qui mettent surtout en évidence la forme des courbes individuelles, les longueurs finales des tiges principales et la durée de la croissance, montre à première vue, que les éclairements faibles tendent à provoquer un allongement plus grand de la tige et à augmenter la durée de la croissance. Il faut toutefois remarquer que l'effet atteint son maximum sous un éclairement de 660 lx.

Nous avons résumé dans le tableau I les principales observations que nous avons faites sur la durée de la croissance et la longueur finale des tiges principales non volubiles sous les différents éclairements. Nous avons également calculé pour chaque éclairement la valeur moyenne de la longueur des tiges et de la durée de la croissance.

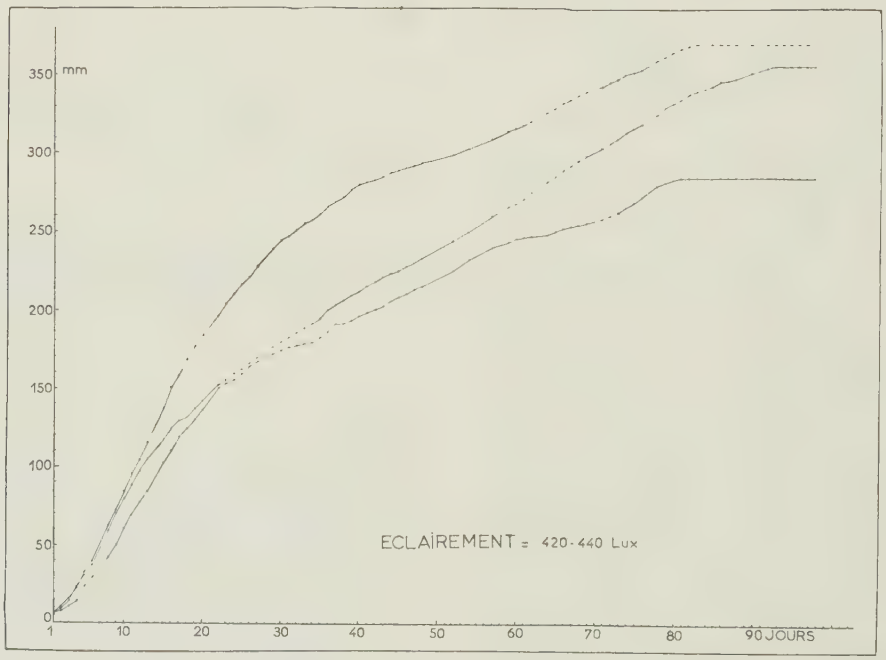


Fig. 52. — Courbes de croissance individuelle pour des tiges qui ont reçu un éclairement de 440 lx.

Tableau I

Eclairement	3 900 lx	2 600 lx	1 700 lx	1 000 lx	660 lx	440 lx
Longueur de la tige principale L	15 cm$\leqslant L\leqslant$20 cm	17 cm$\leqslant L\leqslant$31 cm	24 cm$\leqslant L\leqslant$29 cm	33 cm$\leqslant L\leqslant$46 cm	43 cm$\leqslant L\leqslant$50 cm	28 cm$\leqslant L\leqslant$37 cm
Longueur moyenne	17,4 cm	21,3 cm	24,3 cm	39,3 cm	45,5 cm	33,5 cm
Durée de la croissance : T	31 j$\leqslant T\leqslant$65 j	29 j$\leqslant T\leqslant$65 j	34 j$\leqslant T\leqslant$73 j	72 j$\leqslant T\leqslant$120 j	104 j$\leqslant T\leqslant$122 j	81 j$\leqslant T\leqslant$92 j
Durée moyenne	45,2 j	43 j	54,6 j	97 j	116 j	85,3 j

Ce tableau montre assez nettement que lorsque les éclairements diminuent d'intensité, la durée de la croissance s'allonge et la longueur des tiges principales atteint des valeurs plus élevées. Ce phénomène n'est cependant pas continu et paraît passer par un maximum pour un éclairement de 660 lx puis il diminue ensuite. Pour mettre ce caractère plus nettement en évidence nous avons, en utilisant les données du tableau fait deux graphiques. Nous portons sur l'axe des abscisses, les valeurs décroissantes de l'éclairement exprimées en lux ; sur l'axe des ordonnées, pour le premier graphique, nous indiquons les longueurs moyennes des tiges en centimètres (fig. 53) et pour le deuxième graphique, les temps en jours (fig. 54).

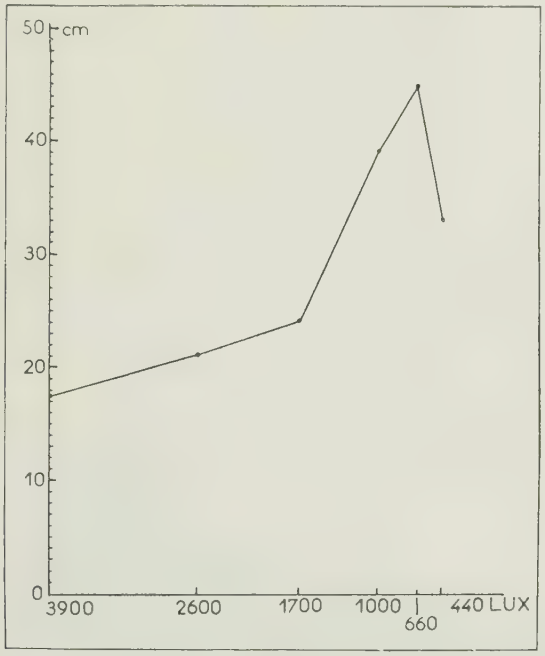


FIG. 53. — Courbe des variations de la longueur moyenne des tiges en fonction de l'éclairement.

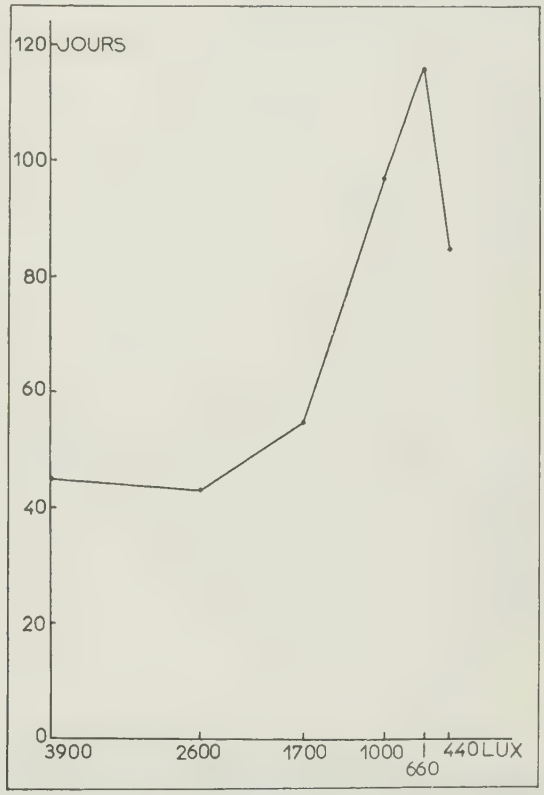


FIG. 54. — Courbe des variations de la durée moyenne de la croissance en fonction de l'éclairement.

La courbe qui représente la variation des longueurs moyennes des tiges en fonction de l'éclairement (fig. 53) montre que lorsque l'éclairement est compris entre 3 900 et 1 700 lx, la longueur moyenne des tiges n'augmente pas sensiblement ; pour des éclairements de 1 000 lx et 660 lx, elle augmente fortement (du simple au double). Cette augmentation de la longueur n'est pas directement proportionnelle à la diminution de l'éclairement. Pour une diminution de la lumière de 2 200 lx (de 3 900 à 1 700 lx), la longueur moyenne des tiges a augmenté de 6,9 cm, tandis que pour un abaissement de l'éclairement de 1 040 lx (de 1 700 à 660 lx), cette longueur moyenne a augmenté de 15 cm. La courbe présente d'ailleurs son maximum pour 660 lx et elle redescend ensuite assez brusquement pour 440 lx.

La courbe des variations de la durée moyenne de la croissance en fonction de l'éclairement (fig. 54) montre aussi un maximum très accusé pour 660 lx. En plus, elle présente un léger minimum pour 2 600 lx, minimum qui n'existe pas dans le graphique précédent.

L'étude des courbes de croissance individuelle sous différents éclairements montre que la durée de la croissance et la longueur finale des tiges augmentent quand l'éclairement diminue d'intensité. D'autre part, la durée de la croissance et la longueur des tiges semblent varier à peu près parallèlement, mais ces variations ne sont pas directement proportionnelles à l'abaissement de l'intensité de l'éclairement. Enfin, ce phénomène n'est pas continu et présente un maximum pour un éclairement de 660 lx.

B. — **Courbes de croissance moyenne**

A partir des mesures faites quotidiennement sur toutes les plantes, nous avons calculé pour les différents lots, la longueur moyenne des tiges, chaque jour. Nous avons essayé ensuite de représenter les

variations de la longueur moyenne des tiges de chaque série, en fonction à la fois du temps et de l'éclairement, ce qui nous a amené à établir un diagramme dans l'espace (fig. 55). La base de ce bloc diagramme est un parallélogramme dont le grand côté ou les droites parallèles à ce grand côté représentent l'axe des temps et le petit côté (ou les droites parallèles à ce petit côté) l'axe des éclairements ; les longueurs en mm sont portées sur un axe perpendiculaire au plan du parallélogramme de base, élevé aux différents points correspondant à chaque éclairement.

Pour chaque série, la courbe des longueurs moyennes constaté, en établissant les courbes individuelles que les éclairements les plus intenses produisent les effets les plus faibles, les valeurs décroissantes de la lumière ont été portées d'avant en arrière, afin que le diagramme soit plus lisible.

Cette figure 55 qui résume en quelque sorte nos observations sur la croissance des tiges principales, met en évidence des caractères déjà soulignés au cours de l'étude des courbes individuelles ; comme elle est obtenue à partir de valeurs moyennes elle fait disparaître, en partie, les irrégularités que nous avons signalées précédemment, et qui pouvaient être attri-

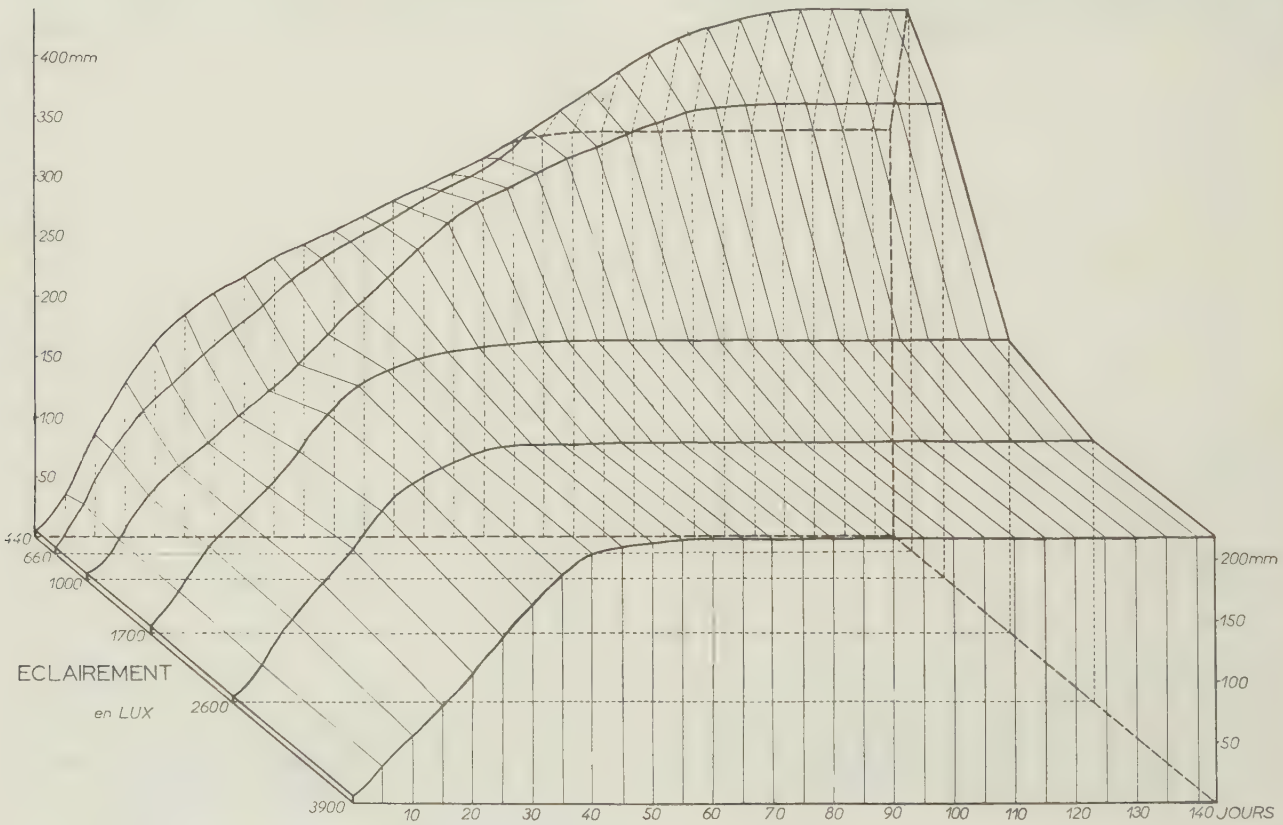


FIG. 55. — Diagramme représentant les variations de la longueur moyenne des tiges d'*Asparagus medeoloides*, en fonction du temps et de l'éclairement.

des tiges principales définit, avec l'axe des temps (représenté par le grand côté du parallélogramme ou par une droite qui lui est parallèle), un plan perpendiculaire au parallélogramme de base. On obtient de cette façon six plans parallèles, tous perpendiculaires au plan de base. Nous avons ensuite réuni par des lignes de rappel les valeurs moyennes de la longueur correspondant au même jour. Nous avons ainsi obtenu un volume dont la face supérieure, plus ou moins irrégulière, représente les variations des longueurs moyennes, en fonction du temps et de l'intensité de l'éclairement. Comme nous avons buées, dans une certaine mesure, à des variations individuelles.

La partie supérieure du diagramme comprend deux régions : l'une formée par les trois courbes obtenues pour les éclairements les plus intenses (3 900, 2 600, 1 700 lx), et l'autre, située en arrière, correspond aux trois courbes de la croissance moyenne sous les éclairements plus faibles (1 000, 660, 440 lx).

Dans la première région, les courbes sont très régulières et les lignes de rappel ont une pente faible ; les trois courbes comprennent une partie montante

relativement courte et un plateau assez étendu. Dans la région située en arrière, les courbes plus irrégulières ont une portion ascendante beaucoup plus longue que les premières et les lignes de rappel qui réunissent les courbes des faibles éclairements, ont une pente d'autant plus forte qu'on se rapproche plus de la fin du développement des plantes. Le diagramme montre que les longueurs moyennes des tiges atteignent leurs valeurs les plus élevées pour un éclairement de 660 lx. La courbe obtenue sous cet éclairement correspond à la portion culminante de la face supérieure du bloc diagramme. On remarque également que pour un éclairement de 440 lx, la courbe des longueurs moyennes est inférieure à celle de 660 lx et même à celle de 1 000 lx.

Ces résultats ne sont naturellement valables que pour l'espèce étudiée : l'*Asparagus medeoloides*.

C. — Courbes d'accroissement moyen

Nous avons également calculé pour chaque lot l'accroissement quotidien moyen. Nous avons ensuite essayé de représenter les variations de cet accroissement moyen en fonction du temps et de l'intensité de l'éclairement, ce qui nous a amené à construire un nouveau diagramme dans l'espace, un peu différent du précédent (fig. 56).

Nous avons de nouveau utilisé comme base un parallélogramme dont nous n'avons représenté que trois côtés. Comme sur la figure 55, les temps sont portés sur un des grands côtés du parallélogramme ou sur une droite parallèle, et les éclairements sont toujours indiqués sur le petit côté, les valeurs les plus élevées étant en avant du diagramme pour la même raison que précédemment.

L'accroissement moyen journalier est représenté pour chaque éclairement par une courbe en escalier ; cette courbe définit, avec l'axe des temps, un plan perpendiculaire au parallélogramme de base. Les différents plans obtenus de cette manière sont parallèles entre eux et sur la figure 56, ils sont représentés par des teintes différentes. En raison de la forme très irrégulière des courbes, nous ne les avons pas réunies par des lignes de rappel, de manière à ne pas compliquer le dessin. Ce diagramme constitué de plans successifs montre d'une façon nette les différences dans la durée de la croissance des différents lots.

Pour des éclairements relativement intenses (3 900, 2 600, 1 700 lx) le temps moyen pendant lequel se poursuit le développement des tiges principales de l'*Asparagus medeoloides* est assez comparable d'un lot à l'autre : il est compris entre 60 et 70 jours. Au contraire, sous des éclairements plus faibles, la durée moyenne de la croissance est beaucoup plus variable : elle est de 90 jours pour 440 lx, de 115 jours pour

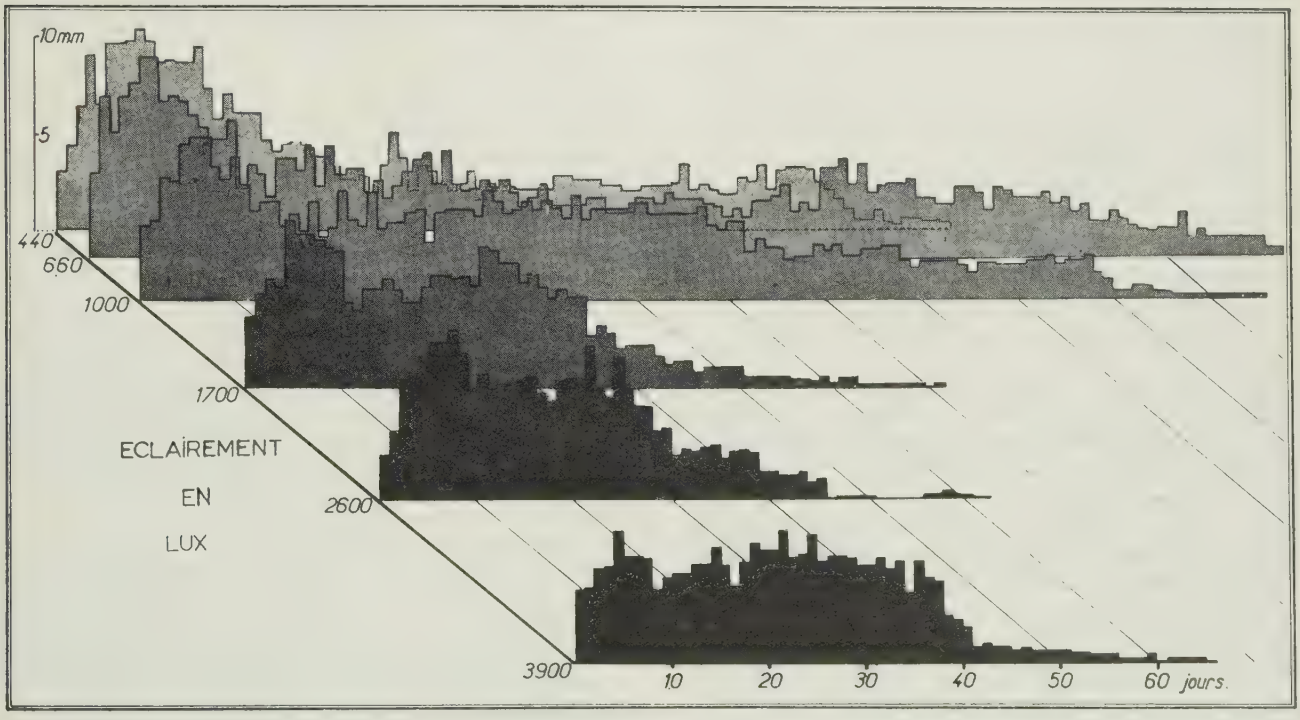


FIG. 56. — Variations de l'accroissement journalier moyen en fonction du temps et de l'éclairement.

1 000 lx et elle atteint plus de 120 jours pour 660 lx. Nous retrouvons donc pour les valeurs moyennes de la période de croissance un maximum bien caractérisé pour un éclairement de 660 lx.

Le diagramme des accroissements moyens fournit également des données sur les caractères de la croissance sous les différents éclairements. Les courbes en escalier montrent des irrégularités qui traduisent sans doute des variations individuelles de l'accroissement journalier. La première courbe, correspondant à un éclairement de 3 900 lx, présente une forme générale assez homogène pendant 40 jours, puis elle s'abaisse rapidement. Cependant on note un léger maximum au début du développement entre le cinquième et le dixième jour et plusieurs pics entre le quatorzième et le vingt-sixième jour. Pour 2 600 lx et 1 700 lx, le taux moyen de l'accroissement présente deux maximums qui se produisent à peu près simultanément dans les deux cas : l'un se situe entre le cinquième et le dixième jour du développement, et l'autre le vingt-cinquième jour. Faut-il voir dans ce phénomène une simple coïncidence ou une sorte de rythme de la croissance qui se manifesterait sous ces deux éclairements ?

Les trois courbes en escalier, obtenues sous les éclairements plus faibles, présentent un maximum au début de la croissance ; ce maximum est d'autant plus élevé que l'intensité de l'éclairement est plus faible et il a sensiblement la même valeur pour 660 lx et pour 440 lx. Ce maximum se produit à peu près à la même période pour les trois courbes, entre le cinquième et le dixième jour du développement. Après ce maximum les courbes de l'accroissement moyen tendent, dans leur forme générale, à s'abaisser régulièrement jusqu'à la fin de la croissance, tout en présentant des oscillations irrégulières de faible amplitude.

L'étude des courbes de croissance moyenne et des courbes d'accroissement moyen confirment les remarques faites à partir des courbes individuelles ; elles ont l'avantage d'éliminer certaines variations.

Le diagramme des courbes de croissance moyenne montre que la diminution de l'intensité de l'éclairement produit ses effets les plus prononcés au-dessous de 1 700 lx ; ces effets ne sont d'ailleurs pas directement proportionnels à la diminution de l'éclairement, mais présentent un maximum pour 660 lx. Le diagramme des accroissements moyens journaliers met nettement en évidence une plus longue durée de la croissance sous les éclairements de 660 lx et de 1 000 lx. L'étude comparée des différentes courbes tend à montrer l'existence d'un maximum de l'accroissement moyen au début du développement, qui se situe entre le cinquième et le dixième jour ; ce maximum moins net pour 3 900 lx paraît augmenter avec la diminution de l'éclairement. Enfin, pour les éclairements de 2 600 lx et de 1 700 lx nous avons remarqué dans les deux cas l'existence d'un deuxième maximum vers le vingt-cinquième jour.

D. — **Répartition de la croissance**

Les résultats obtenus en faisant l'étude de la croissance globale (individuelle ou moyenne) des tiges principales de l'*Asparagus medeoloides* nous ont amené à rechercher comment l'allongement se répartit sous les différents éclairements. Cette étude nous permettra, dans une certaine mesure, de donner une interprétation de nos observations. En s'appuyant sur les travaux d'un certain nombre d'auteurs, on pourrait penser que le plus grand accroissement des tiges sous des éclairements faibles est dû surtout à un allongement des entre-nœuds. Pour chaque éclairement, nous avons établi le diagramme des longueurs finales des entre-nœuds des différentes plantes : les entre-nœuds, numérotés de la base au sommet de 1 à n, sont portés sur l'axe des abscisses et les longueurs, exprimées en mm, en ordonnées (fig. 57 et 58).

Généralement, les courbes représentant la longueur finale des entre-nœuds ont tendance à avoir une forme assez régulière : la longueur est faible pour les entre-nœuds inférieurs, puis elle augmente et tend ensuite à diminuer plus ou moins régulièrement jusqu'à la fin du développement. Ici, dans le cas de l'*Asparagus medeoloides*, les courbes sont irrégulières (Chap. VI) ; les entre-nœuds les plus longs sont parfois ceux de la base et on peut observer sur certains diagrammes plusieurs maximums : dans ces conditions il nous paraît difficile de définir avec exactitude les caractères de la croissance des entre-nœuds chez l'*Asparagus medeoloides*.

Le premier diagramme de la figure 57 correspondant à un éclairement de 3 900 lx représente les entre-nœuds d'une tige volubile ; cette courbe assez régulière (sauf pour le premier entre-nœud) est caractérisée par un maximum important et par des valeurs élevées de la longueur des entre-nœuds ; ce caractère peut s'expliquer par le fait que cette tige volubile est le siège d'une croissance particulièrement intense, comme nous avons déjà eu l'occasion de le signaler (Chap. VI).

Si on compare maintenant les autres diagrammes on s'aperçoit que la plupart des entre-nœuds ont des longueurs comprises entre 10 et 20 mm, quel que soit l'éclairement. Il ne semble donc pas à première vue que l'allongement des tiges sous les faibles éclairements soit dû nécessairement à un allongement des entre-nœuds.

Par contre, l'examen des différents diagrammes

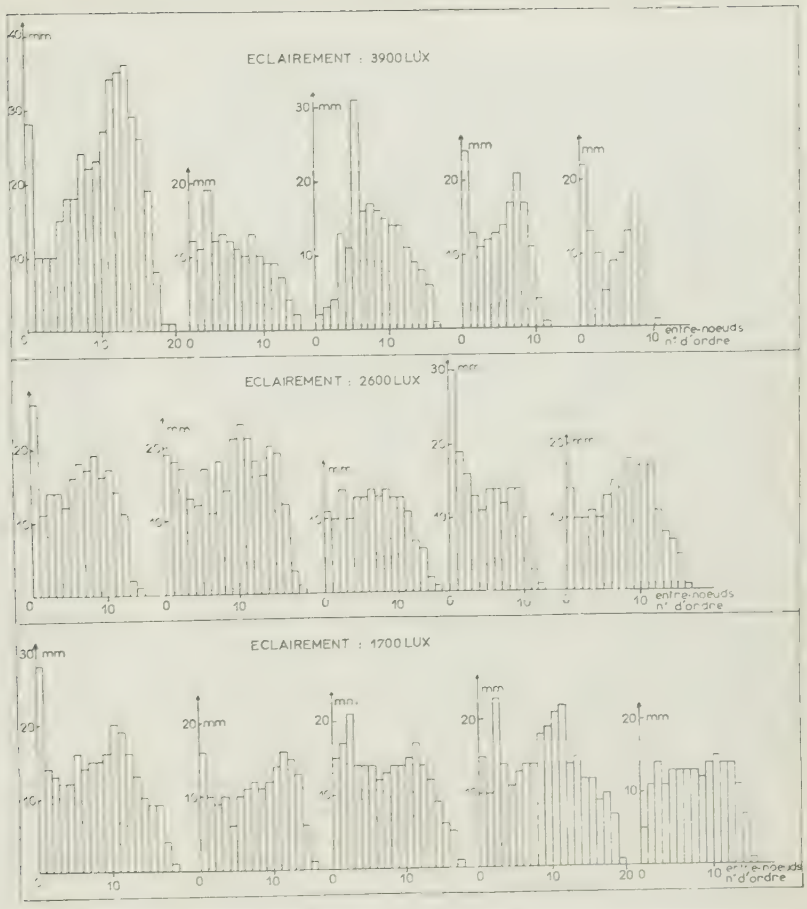


FIG. 57. — Diagrammes des longueurs finales des entre-nœuds pour les éclairements de 3 900, 2 600 et 1 700 lx.

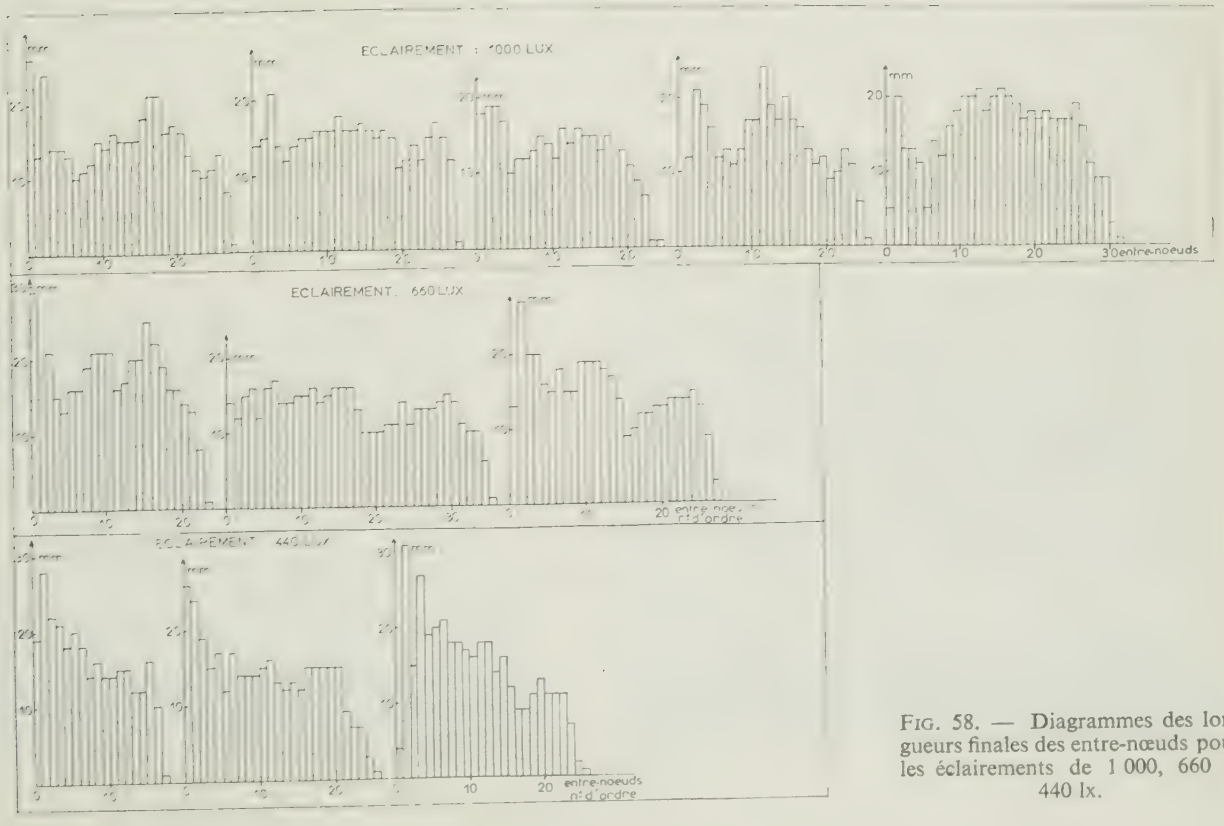


FIG. 58. — Diagrammes des longueurs finales des entre-nœuds pour les éclairements de 1 000, 660 et 440 lx.

fait apparaître assez nettement que pour des éclairements faibles les entre-nœuds sont plus nombreux. Pour les éclairements de 3 900, 2 600 et 1 700 lx, le nombre des entre-nœuds varie approximativement de 11 à 20, tandis qu'il est compris entre 18 et 36 pour les éclairements de 1 000, 660 et 440 lx.

Nous avons calculé pour les différents éclairements la longueur moyenne d'un entre-nœud en faisant abstraction de la tige volubile. En portant en abscisses les valeurs décroissantes de l'éclairement et en ordonnées les longueurs moyennes en mm, nous avons obtenu un graphique (fig. 59), qui représente les variations de la longueur moyenne d'un entre-nœud en fonction de l'éclairement.

La courbe montre quelques irrégularités, mais dans sa forme générale elle a tendance à monter légèrement pour atteindre un maximum peu accentué correspondant à 660 lx ; ensuite elle redescend faiblement jusqu'à 440 lx. Nous retrouvons ici encore la même position pour le maximum que nous avons observée précédemment pour les autres courbes. Cependant, il faut souligner que les variations de la longueur moyenne des entre-nœuds sont faibles : toutes les valeurs calculées sont comprises entre 11 mm et 15 mm.

La longueur moyenne des entre-nœuds augmente avec la diminution de l'éclairement, mais dans une proportion si faible qu'on pourrait presque la considérer comme négligeable par rapport à l'accroissement de la longueur totale des tiges principales. Par contre, il n'en est pas de même pour le nombre des entre-nœuds. Un autre graphique (fig. 60) représente les variations du nombre moyen des entre-nœuds en fonction de l'éclairement (valeurs décroissantes). La courbe qui présente un maximum net pour 660 lx, montre beaucoup d'analogie avec les courbes des variations de la longueur moyenne des tiges et de la durée moyenne de la croissance. Les variations sont assez importantes : en effet, le nombre moyen des entre-nœuds est compris entre 13 et 30, ce qui représente, à notre avis, une marge non négligeable.

Il semble donc que l'allongement très net des tiges principales de l'*Asparagus medeoloides*, pour des éclairements de 1 000 lx et de 660 lx, puisse s'interpréter en grande partie par une augmentation du nombre des entre-nœuds ; ce phénomène s'accompagne d'ailleurs dans une très faible mesure d'un allongement plus grand des entre-nœuds.

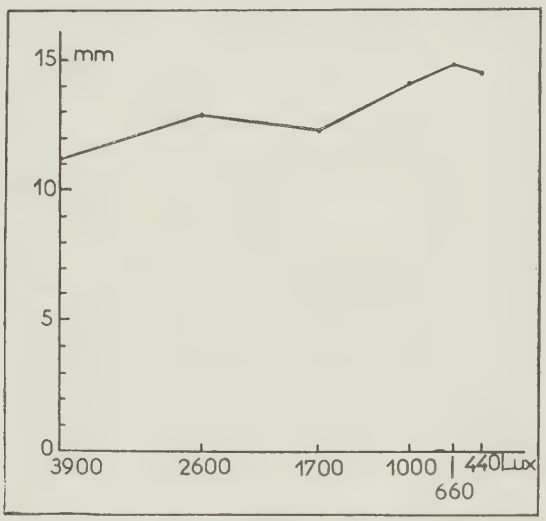


Fig. 59. — Courbe des variations de la longueur moyenne d'un entre-nœud en fonction de l'éclairement (les éclairements ont été portés sur l'axe des abscisses en valeurs décroissantes).

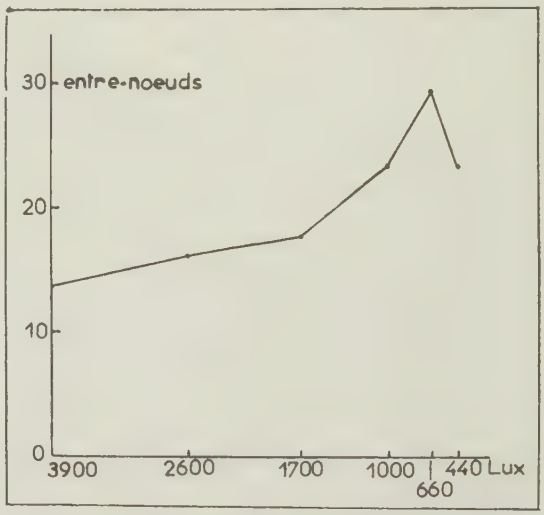


Fig. 60. — Courbe des variations du nombre des entre-nœuds en fonction de l'éclairement (les éclairements ont été portés sur l'axe des abscisses en valeurs décroissantes).

Conclusion

L'étude de la croissance de l'*Asparagus medeoloides* sous des éclairements d'intensités connues et de plus en plus faibles (3 900, 2 600, 1 700, 1 000, 660, 440 lx) nous a permis de mettre en évidence un certain nombre de faits qui peuvent se résumer de la manière suivante :

1° Les courbes de croissance individuelle des différents lots montrent que la longueur des tiges principales et la durée de la croissance, qui varient à peu près parallèlement, ont tendance à augmenter lorsque l'intensité de l'éclairement diminue. Cependant, il faut souligner que les variations de ces deux grandeurs ne sont pas directement proportionnelles à la diminution de l'éclairement : elles présentent un maximum bien caractérisé pour 660 lx.

2° Le diagramme des courbes de croissance moyenne des tiges principales, établi en fonction du temps et de l'éclairement, nous fournit, en éliminant les variations individuelles, un résultat plus général. Il fait apparaître nettement que la diminution de l'éclairement produit, chez l'*Asparagus medeoloides*, ses effets les plus prononcés pour des éclairements inférieurs à 1 700 lx. Le bloc diagramme présente un maximum accusé pour 660 lx, alors qu'on aurait pu penser a priori que la croissance la plus grande serait atteinte pour 440 lx ou même à l'obscurité complète.

3° La comparaison des courbes en escalier représentant les accroissements moyens journaliers des divers lots tend à montrer, pour tous les éclairements, l'existence d'un maximum de l'accroissement au début du développement, entre le cinquième et le dixième jour ; ce maximum relativement faible pour 3 900 lx augmente avec la diminution de l'éclairement et il est accompagné pour 2 600 lx et 1 700 lx d'un deuxième maximum, vers le vingt-cinquième jour. Le diagramme des accroissements moyens journaliers établi en fonction du temps et de l'intensité de l'éclairement montre que la durée de la croissance augmente lorsque l'éclairement diminue et on retrouve ici encore un maximum pour 660 lx.

4° En faisant une étude de la répartition de la croissance nous avons cherché à savoir si l'élongation des tiges principales sous les faibles éclairements était due à un allongement des entre-nœuds ou à une augmentation de leur nombre. D'après nos observations, l'allongement des tiges principales de l'*Asparagus medeoloides* particulièrement important sous les éclairements de 1 000 lx et de 660 lx peut s'interpréter en grande partie par une augmentation du nombre des entre-nœuds, augmentation qui s'accompagne d'ailleurs dans une très faible mesure d'un allongement des entre-nœuds. Ce résultat est à rapprocher de l'opinion de BURSTRÖM (1961) qui pense que l'allongement des organes étiolés est dû à la fois à l'allongement des cellules et à leur multiplication. L'augmentation du nombre des entre-nœuds tend à montrer qu'il y a une augmentation du nombre des cellules puisque, comme nous le verrons plus loin (Ch. XI), la longueur des cellules, n'est pas sensiblement modifiée par une diminution de l'éclairement.

CHAPITRE XI

VARIATIONS MORPHOLOGIQUES ET ANATOMIQUES PROVOQUÉES CHEZ L'*ASPARAGUS MEDEOLOIDES* PAR DIFFÉRENTS ÉCLAIREMENTS

Les caractères particuliers de la croissance des tiges principales de l'*Asparagus medeoloides* sous divers éclairements s'accompagnent de modifications morphologiques et anatomiques qui affectent les cladodes et les tiges.

A. — Caractères morphologiques

Les modifications morphologiques portent à la fois sur la forme et la structure des cladodes et sur le degré de ramification. Nous avons remarqué dès le début de l'expérience, que les plantes cultivées sous de faibles éclairements présentaient un aspect assez différent de celui des échantillons plus éclairés. Pour faciliter la comparaison entre les différents lots nous avons réalisé une série de photographies, au bout d'une vingtaine de jours de développement (fig. 61, 62, 63, 64, 65 et 66). Les plantes des lots 1, 2 et 3 qui correspondent aux éclairements de 3 900, 2 600 et 1 700 lx ont des tiges principales dont la longueur varie de 10 à 15 cm suivant les individus ; ces tiges portent des petites feuilles écailleuses alternes qui montrent à leur aisselle des cladodes foliacés et même parfois des rameaux latéraux. Sur les trois photos des figures 61, 62 et 63, ces cladodes paraissent bien développés et ont un aspect comparable à celui des plantes cultivées en serre.

Les plantes des lots 4, 5 et 6 ont par contre une allure bien différente (fig. 64, 65 et 66) : les tiges sont grêles et pour les séries 5 et 6, elles sont à ce moment là nettement plus longues que celles des lots 1, 2 et 3. Les nœuds inférieurs ne portent pas de cladodes et

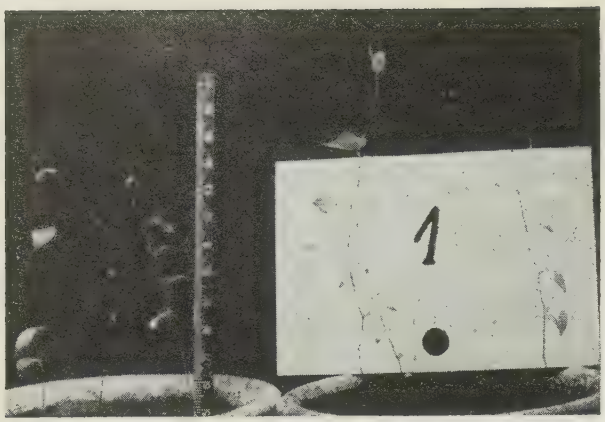


FIG. 61. — *Asparagus medeoloides ;* éclairement : 3 900 lx.

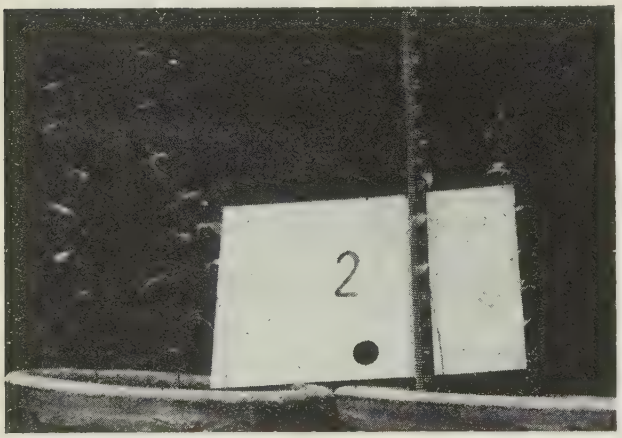


FIG. 62. — *Asparagus medeoloides ;* éclairement : 2 600 lx.

FIG. 63. — *Asparagus medeoloides ;* éclairement : 1 700 lx.

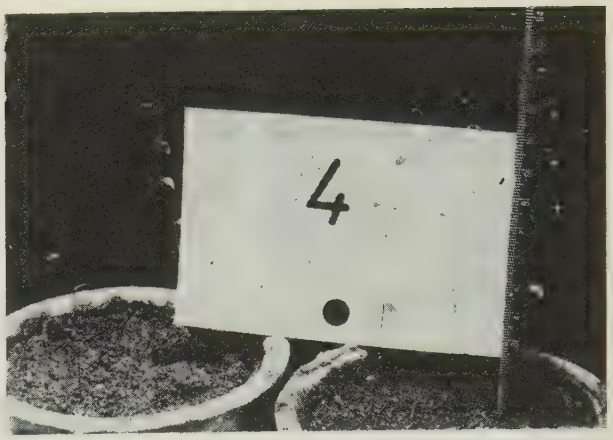


FIG. 64. — *Asparagus medeoloides ;* éclairement : 1 000 lx.

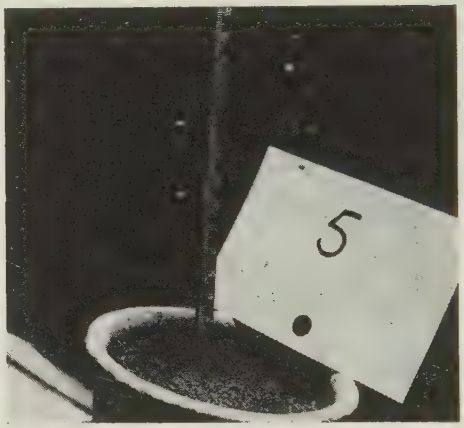


FIG. 65. — *Asparagus medeoloides ;* éclairement : 660 lx.

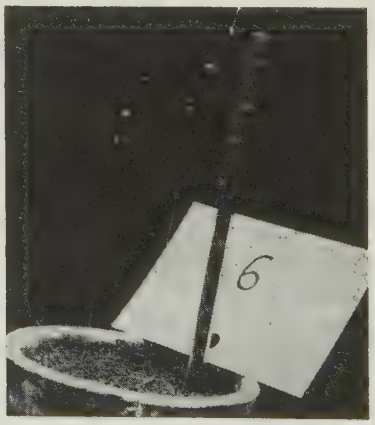


FIG. 66. — *Asparagus medeoloides ;* éclairement : 440 lx.

les nœuds supérieurs en portent qui sont très petits. A ce stade on n'observe aucune ramification.

Ces différences observées sur des plantes relativement jeunes ont continué à se manifester dans la suite du développement et affectent à la fois la forme des cladodes et la ramification.

1° Les cladodes

Les cladodes des plantes faiblement éclairées sont petits et de forme moins régulière que ceux des individus plus éclairés. Nous avons voulu mettre en évidence ces caractères à la fin de la croissance, nous avons pris une plante de chaque série et une plante cultivée en serre, en lumière du jour avec alternance jour-nuit. Pour les sept échantillons, nous avons mesuré la longueur (L), et la largeur (l) de tous les cladodes portés par les tiges principales ; nous avons ensuite calculé pour chaque cladode le rapport Longueur/largeur $= L/l$. Nous avons également compté à la loupe binoculaire le nombre de faisceaux libéro-ligneux (« nervures ») qui parcourent ces cladodes, et nous avons calculé pour chaque individu, le nombre moyen des « nervures » ; ces observations sont résumées dans le Tableau II.

Tableau II

Eclairement	Nombre moyen de « nervures » par cladode	Limites entre lesquelles varie $\frac{L}{l} = \frac{\text{Longueur}}{\text{Largeur}}$
Lumière naturelle (en serre)	21 nervures	$1{,}6 \leqslant \frac{L}{l} \leqslant 2{,}2$
3 900 lx	8 nervures	$2{,}9 \leqslant \frac{L}{l} \leqslant 5{,}5$
2 600 lx	13 nervures	$1{,}7 \leqslant \frac{L}{l} \leqslant 3$
1 700 lx	12 nervures	$2 \leqslant \frac{L}{l} \leqslant 3$
1 000 lx	9 nervures	$1{,}6 \leqslant \frac{L}{l} \leqslant 5$
660 lx	8 nervures	$1{,}5 \leqslant \frac{L}{l} \leqslant 3{,}8$
440 lx	6 nervures	$1{,}5 \leqslant \frac{L}{l} \leqslant 8$

Ce tableau permet-il de tirer des conclusions ? Les cladodes des plantes cultivées en serre ont des faisceaux libéro-ligneux plus nombreux ; à une exception près (pour 2 600 lx) le nombre moyen de nervures par cladode diminue assez sensiblement avec l'abaissement de l'éclairement (de 21 à 6). Dans les conditions naturelles, le rapport L/l est voisin de 2, ce qui signifie que les cladodes ont une longueur double de la largeur. Pour les éclairements connus plus faibles, le rapport prend des valeurs assez variables, et pour 440 lx, il est compris entre 1,5 et 8 ; sous cet éclairement on constate que les cladodes peuvent dans certains cas, avoir une longueur 8 fois plus grande que la largeur.

Le rapport L/l varie assez fortement sous les différents éclairements ; pour essayer d'interpréter ce caractère, nous avons étudié les variations des dimensions moyennes des cladodes (longueur et largeur). La largeur moyenne, qui est de 6,5 mm pour une plante cultivée en serre, diminue à peu près proportionnellement avec l'abaissement de l'éclairement (5,9 mm sous 1 700 lx ; 3,5 mm sous 1 000 lx ; 2,9 mm sous 660 lx et 1,1 mm sous 440 lx). Il n'en est pas de même pour la longueur moyenne : pour une plante cultivée en serre, elle est de 12,1 mm puis elle augmente légèrement (13,8 mm pour 2 600 lx ; 15,3 mm pour 1 700 lx), et elle diminue ensuite (10,2 mm pour 1 000 lx ; 8,2 mm pour 660 lx et 3,4 mm pour 440 lx). La longueur et la largeur moyenne des cladodes ne varient donc pas simultanément : la largeur moyenne diminue progressivement, tandis que la longueur moyenne tend à présenter un maximum pour 1 700 lx. Il faut d'ailleurs souligner que sous cet éclairement le rapport L/l varie peu ; il est compris entre 2 et 3.

Il semble donc que le nombre des « nervures » et la largeur des cladodes varient parallèlement avec la diminution de l'éclairement, alors que les effets de la lumière sur la longueur des cladodes sont maximums pour un éclairement de 1 700 lx.

Les cladodes de l'*Asparagus medeoloides* paraissent acquérir sous de faibles éclairements une forme et une structure différentes de celles qui les caractérisent dans les conditions naturelles : diminution du nombre des faisceaux corrélative à une diminution de la largeur, forme plus irrégulière et dimensions variables des cladodes.

2° La ramification

La lumière qui produit des effets importants sur la croissance des tiges principales de l'*Asparagus medeoloides* et sur la forme et la structure des cladodes, a également une influence sur la ramification. Les plantes cultivées en serre sont abondamment ramifiées et les rameaux latéraux, généralement volubiles, atteignent de grandes dimensions. Dans les salles d'expériences où l'éclairement au niveau des plantes est habituellement de 2 500 à 3 000 lx, les ramifications sont souvent moins nombreuses et moins développées que dans les conditions naturelles.

Nous avons cherché à mettre en évidence l'influence de l'éclairement sur la ramification. A la fin du

Tableau III

Eclairement	Nœud cotyléd.	N. 1	N. 2	N. 3	N. 4	N. 5	N. 6	N. 7	N. 9	N. 10	N. 13	N. 14	Total
3 900 lx	7	8	4	1									20
2 600 lx	8	2	3	4									17
1 700 lx	2	3	3	4									12
1 000 lx	3		2				1	2	1			1	10
660 lx					1	2			1				4
440 lx										1	1		2
	20	13	12	9	1	2	1	2	2	1	1	1	

N.B. : Les chiffres inscrits sur la ligne inférieure du Tableau III représentent le total des nombres de chaque colonne. *Total* (dernière colonne verticale) = Total de ramifications par éclairement.

développement nous avons relevé le nombre des rameaux latéraux et leur niveau d'insertion sur les tiges principales des plantes des différents lots : les résultats sont réunis dans le Tableau III.

Le nombre total des rameaux latéraux sous les différents éclairements semble varier directement avec la diminution de l'éclairement. Pour les éclairements les plus intenses (3 900, 2 600 et 1 700 lx) toutes les ramifications apparaissent sur les nœuds inférieurs (nœud cotylédonaire, premier, deuxième et troisième nœud). Sous les autres éclairements, les rameaux latéraux beaucoup moins nombreux prennent naissance à des niveaux variables (du nœud cotylédonaire au quatorzième nœud), mais généralement dans les portions relativement supérieures de la tige ; on remarque en particulier que pour 440 lx, les deux seules ramifications observées s'insèrent sur le dixième et le treizième nœud.

Nous avons également mesuré la longueur des ramifications et nous donnons dans le Tableau IV les dimensions limites atteintes par certains rameaux latéraux sous les différents éclairements.

Les rameaux latéraux sont les plus longs pour les éclairements de 2 700 et 1 700 lx, alors que sous des éclairements moins intenses, les ramifications, peu nombreuses, restent relativement courtes.

La lumière semble donc agir sur la ramification de l'*Asparagus medeoloides*, cette action se manifeste sur le nombre des rameaux latéraux, sur leur niveau d'insertion et sur leur longueur. Ce résultat obtenu avec cette espèce confirme l'opinion de MacDougal (1903).

Tableau IV

Eclairement	Nombre de ramifications	Longueurs des rameaux latéraux : L
3 900 lx	20	11 cm $\leqslant L \leqslant$ 126 cm
2 700 lx	17	12 cm $\leqslant L \leqslant$ 200 cm
1 700 lx	12	12 cm $\leqslant L \leqslant$ 215 cm
1 000 lx	10	5 cm $\leqslant L \leqslant$ 95 cm
660 lx	4	30 cm $\leqslant L \leqslant$ 40 cm
440 lx	2	12 cm $\leqslant L \leqslant$ 20 cm

B. — Caractères anatomiques

Les effets de la lumière sur la structure anatomique ont fait l'objet de nombreux travaux : nous avons rappelé entre autres dans l'historique les observations de Bonnier et surtout celles de MacDougal (1903) sur l'*Asparagus officinalis*.

Nous avons mentionné précédemment, en étudiant les modifications morphologiques des cladodes, la

réduction du nombre des faisceaux libéro-ligneux des cladodes en fonction de la diminution de l'intensité de l'éclairement. Ces variations affectent également les tiges. Nous avons fait des coupes transversales à des niveaux comparables dans des plantes cultivées sous les différents éclairements.

La figure 67 donne les schémas des coupes transversales effectuées dans deux tiges : les dessins de gauche correspondent à une tige ayant reçu un éclairement de 3 900 lx et ceux de droite à une tige qui s'est développée sous 440 lx ; nous ne donnons ici que les cas extrêmes qui montraient les plus grandes différences. Les coupes, faites à la base, ont été pratiquées dans la région médiane du premier entre-nœud, tandis que les coupes du sommet ont été faites dans l'avant-dernier entre-nœud. A la base, les tiges principales ont sensiblement la même forme ; la tige moins éclairée n'a que onze faisceaux libéro-ligneux et la partie centrale est occupée par du parenchyme tandis que le cylindre central de la tige qui a reçu un éclairement de 3 900 lx est entièrement lignifié et comporte treize faisceaux libéro-ligneux. Au sommet, les différences sont plus importantes, elles affectent la forme et le calibre de la section transversale, la lignification et la vascularisation du cylindre central. Pour l'éclairement le plus faible (440 lx) nous avons effectué deux coupes dans l'avant-dernier entre-nœud : l'une dans la région inférieure (*A*, fig. 67) et l'autre dans la région supérieure (*B*, fig. 67), la forme de la coupe transversale représentée par le schéma *B* de la figure 67 (tige qui a reçu un éclairement de 440 lx) est tout à fait semblable à celle du dernier entre-nœud d'une tige gibbérellinée (fig. 44). Dans les deux cas, les tiges ne présentent plus qu'une seule expansion latérale alors que les tiges, non traitées et les tiges ayant reçu un éclairement de 3 900 lx, montrent au même niveau trois expansions bien développées (fig. 44 et 67).

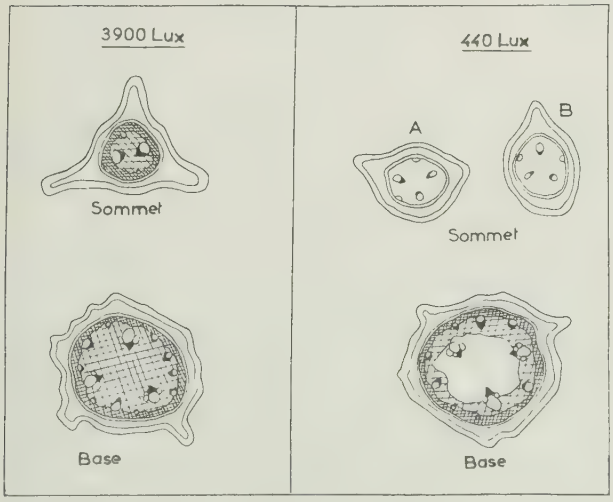


FIG. 67. — Schémas d'ensemble des coupes transversales effectuées dans deux tiges ; à gauche, la tige avait reçu un éclairement de 3 900 lx ; à droite, la tige s'est développée sous un éclairement de 440 lx.

La figure 68 donne les dessins de détail des coupes transversales effectuées dans des tiges qui ont reçu des éclairements différents (à gauche, partie supérieure de l'avant-dernier entre-nœud de la plante qui a reçu un éclairement de 440 lx : *A* ; à droite, avant-dernier entre-nœud de la plante pour laquelle l'éclairement était de 3 900 lx : *B*).

La tige la plus éclairée (*B*, fig. 68) montre à ce niveau une assise amylifère entièrement lignifiée, un cylindre central également lignifié qui renferme sept faisceaux libéro-ligneux composés dans tous les cas de bois et de liber. Dans la tige qui a reçu un éclairement de 440 lx (*A*, fig. 68), seules, quelques cellules de l'assise amylifère sont lignifiées ; le cylindre central, dont le diamètre est sensiblement le même que celui de la tige représentée par le dessin *B* de la figure 64, est constitué de cellules parenchymateuses et contient trois faisceaux libéro-ligneux dans sa région interne et deux massifs libériens à la périphérie.

Un éclairement faible semble donc provoquer un retard dans la lignification des tissus (cylindre central et assise amylifère), et une réduction de la vascularisation.

Il faut toutefois souligner que les ressemblances dans la forme des tiges gibbérellinées et des tiges qui ont reçu un éclairement de faible intensité ne s'accompagnent pas d'une structure interne comparable : le cylindre central de la tige la moins éclairée a un diamètre plus grand que celui de la tige gibbérellinée et les faisceaux libéro-ligneux sont plus nombreux.

Nous avons également essayé de voir si les cellules épidermiques étaient par exemple plus longues sous les éclairements moins intenses. Nous n'avons pas trouvé de différence sensible. Ce caractère peut d'ailleurs s'interpréter par le fait que l'allongement des tiges principales sous de faibles éclairements est dû, comme nous l'avons déjà signalé (Chap. X), plutôt à une augmentation du nombre des entre-nœuds qu'à un accroissement en longueur des entre-nœuds.

Il semble donc que, pour l'*Asparagus medeoloides*, la diminution de l'éclairement provoque un retard dans la lignification et dans la vascularisation mais on n'observe pas un plus grand allongement des cellules.

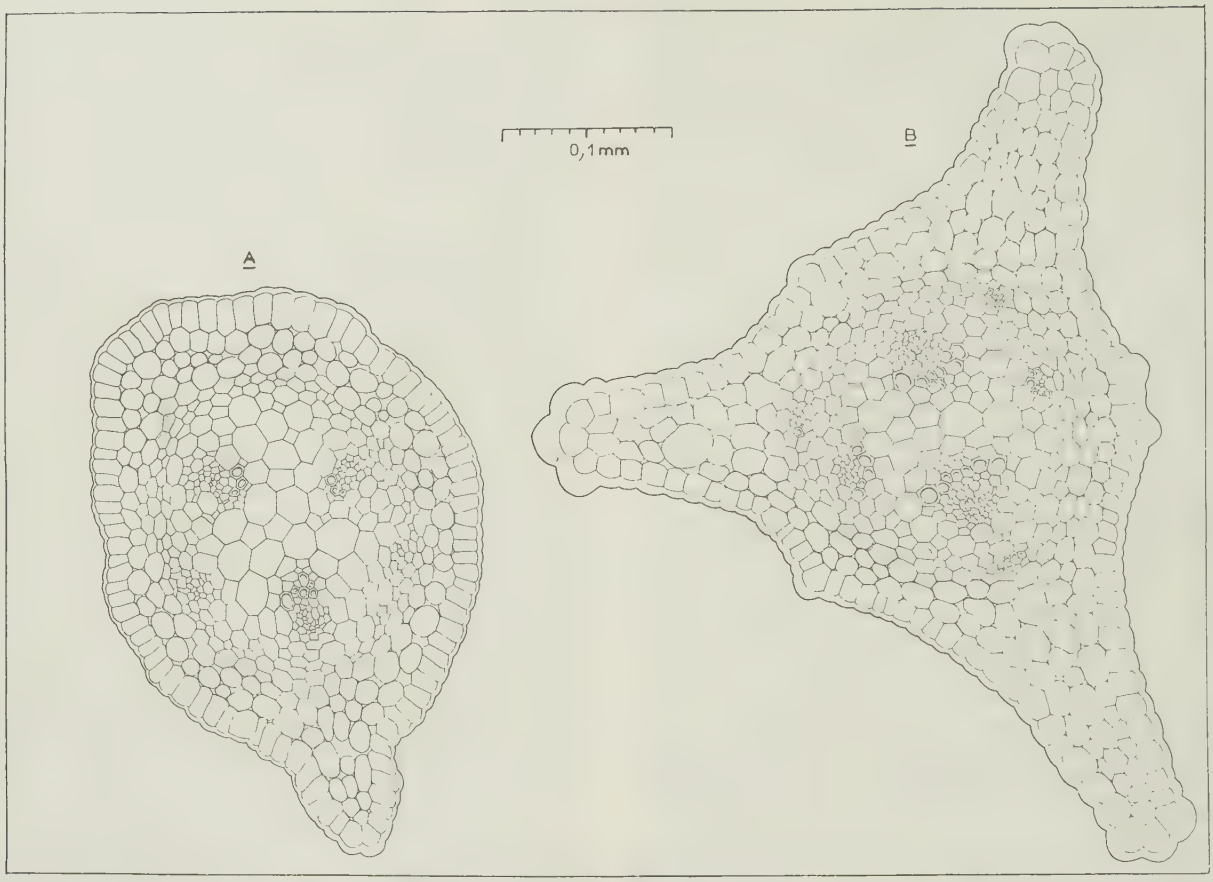


FIG. 68. — Dessins de détail de coupes transversales effectuées dans l'avant-dernier entre-nœud ; *A*, partie supérieure de l'avant-dernier entre-nœud de la plante qui a reçu 440 lx ; *B*, avant dernier entre-nœud d'une plante qui a reçu un éclairement de 3 900 lx.

CONCLUSION

Les plantes développées sous des éclairements de 3 900, 2 600 et 1 700 lx ont un aspect assez comparable à celui que l'on peut observer dans des conditions naturelles. Au contraire, sous les éclairements les plus faibles (1 000, 660 et 440 lx), les tiges nettement plus longues sont grêles et leurs nœuds inférieurs ne portent pas de cladode.

Les différences les plus importantes concernent surtout les cladodes et la ramification des tiges principales.

Sous les faibles éclairements, les cladodes ont tendance à acquérir des formes plus irrégulières : ils sont généralement plus allongés et moins larges ; le nombre de faisceaux libéro-ligneux et la largeur des cladodes varient parallèlement avec la diminution de l'éclairement.

Quant à la ramification, elle paraît être liée très intimement avec l'intensité de l'éclairement ; en effet, le nombre de ramifications et leur longueur décroissent régulièrement avec la diminution de l'éclairement. Enfin, pour les éclairements les plus intenses, les rameaux latéraux apparaissent toujours sur les nœuds inférieurs (du nœud cotylédonaire au troisième nœud), tandis que pour les faibles éclairements (1 000, 660 et 440 lx) les niveaux d'insertion sont variables et situés généralement plus haut sur la tige (jusqu'au quatorzième nœud).

Ces différences morphologiques s'accompagnent de modifications anatomiques assez importantes. La diminution de l'éclairement provoque chez les cladodes une réduction de la vascularisation et pour les tiges, retarde considérablement la lignification et le développement des faisceaux libéro-ligneux. Pour l'*Asparagus medeoloides*, nous n'avons pas observé d'allongement des cellules par étiolement et nous pensons que l'élongation des tiges principales est due essentiellement à une augmentation des divisions cellulaires, puisque nous avons constaté que, sous les faibles éclairements, les entre-nœuds étaient plus nombreux.

QUATRIÈME PARTIE

LES CLADODES DE L'*ASPARAGUS MEDEOLOIDES*

Le problème de la nature morphologique des cladodes, qui occupe les botanistes depuis plus d'un siècle, a donné lieu à des interprétations nombreuses et souvent contradictoires, suivant que les auteurs s'appuyaient sur la morphologie, sur l'anatomie ou sur l'histogenèse. Il nous paraît donc souhaitable de rappeler brièvement ces différentes interprétations avant de résumer les caractères que nous avons eu nous-même l'occasion d'observer dans le cas particulier des cladodes de l'*Asparagus medeoloides*.

Chapitre XII

HISTORIQUE

Les termes qui ont été successivement proposés ou employés par les auteurs pour définir les rameaux foliacés des *Asparagus* et des *Ruscus* nous paraissent nécessiter une rapide revue avant d'aborder l'exposé des théories.

A. — Dénomination des rameaux foliacés

Pour les anciens botanistes, les formations aplaties des *Ruscus* et des *Asparagus* avaient une nature foliaire, et Linné caractérisait les plantes pourvues de cladodes par l'expression « foliis floriferis » qui a continué d'être employée pendant de nombreuses années. En 1820, dans son *Iconographie*, Turpin parlait déjà de « phyllode » ou rameau aplati foliacé, florifère qui se développe entre la tige et la feuille rudimentaire du *Ruscus*. D'après Moquin-Tandon (1841) le terme de « cladode » ou plutôt de « cladodium » serait dû à Martius. En 1861, Clos, cité par Duval-Jouve (1871) fait de « cladode » le pendant de « phyllode » : le phyllode désigne d'après de Candolle (1827) un pétiole aplati « qui prend tant d'extension qu'il ressemble à une véritable feuille » et, par analogie, le terme de cladode s'appliquerait à des rameaux qui par leur forme simulent des feuilles. Ces termes n'ont pas réussi à satisfaire pleinement tous les botanistes ; Mirbel, dans son ouvrage de physiologie végétale, précise qu'il faudrait dire « phylloïde » et Duval-Jouve (1877) souhaiterait qu'on parlât de « cladoïdes ». Ces difficultés ont amené certains botanistes à abandonner le nom de « cladode » et à le remplacer par ceux de : « *rameaux foliacés* » (Sachs 1874), « *ramuscules foliiformes* » (Grenier 1864-1874), « *fausses feuilles* ». Bischoff (1833) a proposé celui de *phylloclades*, qui a été repris par beaucoup de chercheurs et plus particulièrement par les botanistes allemands (Goebel 1928-1933, Troll 1937-1938, Wenk 1935, Kaussmann 1942 et 1955, Schlittler 1953, etc.).

Pour la facilité de l'exposé nous avons adopté le terme de « cladode » qui est le plus communément employé dans les ouvrages de systématique de langue française, mais il serait certainement plus logique de lui préférer celui de « phylloclade ».

B. — Interprétation

En ce qui concerne l'interprétation de ces cladodes, il y a lieu de mentionner que les premiers travaux portaient essentiellement sur les *Ruscus* pour lesquels les bourgeons floraux se développent *toujours* sur le cladode lui-même (à la face supérieure et dans la partie médiane), tandis que chez les *Asparagus* la disposition des fleurs offre quelque diversité ; chez l'*Asparagus officinalis* par exemple, où les cladodes sont groupés par fascicules à l'aisselle d'une feuille rudimentaire, les fleurs naissent isolément à l'extrémité d'un cladode latéral. Dans d'autres espèces, et plus particulièrement dans l'*Asparagus medeoloides*, les cladodes sont solitaires et Mottet (1892-1893) dans la traduction du Dictionnaire d'Horticulture et de Jardinage de Nicholson, donne une figure montrant de chaque côté du cladode une fleur pédonculée ; d'après Joyeux (1928*a* et *b*) ces pédoncules occuperaient la place d'un cladode latéral comme on l'observe chez l'*Asparagus officinalis*. Cet auteur n'a d'ailleurs observé qu'une seule fleur à la base des cladodes et il en conclut que l'autre aurait avorté. Il semble donc que

la position des fleurs chez les *Asparagus* soit très variable, et que dans les premières recherches, on se soit surtout préoccupé de la nature morphologique des cladodes de *Ruscus*.

En adoptant le terme de phyllode, TURPIN en 1820, semble être le premier botaniste qui ait précisé nettement que les formations particulières du *Ruscus* étaient des rameaux ; cet auteur écrivait alors : « si quelque chose se développe entre la feuille et la tige, c'est toujours un bourgeon qui devient un rameau ». De CANDOLLE (1827) dit que « l'avortement des feuilles de *Ruscus* et leur changement en membranes déterminent le développement du bourgeon en un rameau aplati de forme semblable à une feuille, et qu'on a souvent désigné sous ce nom, mais qu'on voit ensuite porter les bractées et les fleurs ». Il y a toutefois lieu de remarquer que ce caractère n'existe pas pour tous les rameaux mais seulement pour ceux de dernier ordre. Aug. de SAINT-HILAIRE (1841) mentionne également la présence de rameaux aplatis chez le *Ruscus aculeatus* et il voit une relation entre les tiges et les rameaux aplatis d'une part et les feuilles rudimentaires ou avortées d'autre part ; il conclut : « ainsi d'un côté il y a excès et de l'autre défaut de développement ; nouvel exemple de ces balancements d'organes non moins fréquents dans le règne végétal que dans le règne animal ». L'aplatissement des rameaux de certaines plantes serait donc d'après ces auteurs une conséquence directe du non-développement de la feuille axillante.

Les idées de TURPIN, de CANDOLLE, de SAINT-HILAIRE interprétant ces organes comme des rameaux modifiés ont été partagées plus tard par beaucoup de chercheurs dont nous parlerons ultérieurement. Mais à cette théorie « caulinaire » ont été opposées d'autres interprétations dont certaines trouvent encore de nos jours des défenseurs. C'est ainsi que pour KOCH, cité par DUVAL-JOUVE, le cladode de *Ruscus* au lieu d'être un organe simple, est composé d'un rameau soudé à une feuille jusque vers le milieu de cette feuille où il se termine par des fleurs ; c'est d'ailleurs cette idée qui a conduit DUVAL-JOUVE (1877) à entreprendre « une étude histotaxique de ce qu'on appelle les cladodes de *Ruscus* », ses recherches anatomiques et ses conclusions s'accordent pleinement avec celles de KOCH et permettent selon lui « d'expliquer les anomalies aussi bien que l'état normal ». Van TIEGHEM (1884), dans son *Traité de Botanique*, écrit que « dans l'asperge et le fragon, les feuilles sont réduites à de petites écailles, à l'aisselle de chacune desquelles se développent, dans l'asperge plusieurs rameaux verts en forme d'aiguilles, réduits à leur premier entre-nœud, dans le fragon un seul rameau qui produit aussitôt en arrière une large feuille verte et avorte au dessus d'elle». Si, pour les cladodes de l'asperge, la nature axiale ne semble faire aucun doute pour cet auteur, nous retrouvons encore pour le fragon, la conception plus ou moins modifiée de KOCH et de DUVAL-JOUVE que les auteurs allemands appellent la « Vorblatt-Theorie ».

Voyons maintenant les travaux qui concernent plus particulièrement les *Asparagus*. BAKER (1875) désigne sous le nom de cladode les formations des *Asparagus* qui naissent à l'aisselle des feuilles membraneuses quand elles sont subulées, c'est-à-dire fines et pointues comme des aiguilles, et il les nomme Phylloclades quand elles sont membraneuses élargies comme des feuilles, il les considère d'ailleurs comme des organes stériles. Pour CONSTANTIN, cité par JOYEUX (1928) les cladodes sont des rameaux qui ont été souvent considérés à tort comme de véritables feuilles dont ils jouent d'ailleurs le rôle physiologique. ENGLER et PRANTL (1888) considèrent chez l'*Asparagus officinalis* le groupe de fleurs et de cladodes qui se développent à l'aisselle d'une feuille rudimentaire, comme constitué par une pousse médiane de chaque côté de laquelle se trouve une cyme scorpioïde de rameaux subulés dont les deux situés à la base sont souvent florifères. Dans l'*Asparagus aphyllus* et dans les espèces voisines, la pousse médiane est un cladode plus grand que les latéraux. Enfin, dans l'*Asparagus medeoloides* le large et unique phylloclade représenterait la pousse médiane et aurait donc la valeur d'un axe. Dans son *Histoire des Plantes*, BAILLON (1894) écrit : « Il y a des asperges dont les cladodes stériles prennent la forme d'une épine épaisse et rigide et d'autres où les cladodes sont largement foliiformes, nervés, rectilignes ou falciformes avec des variations dans la disposition des nervures qui sont la conséquence même de la forme. Ils sont solitaires ou fasciculés dans l'aisselle des écailles foliaires ». Contrairement aux vues de la plupart des botanistes, BUSCALIONI (1920) pense que les cladodes des *Asparagus* ne sont pas de nature purement caulinaire, mais qu'ils sont plus complexes dans leur constitution ; la portion apicale du cladode serait une feuille terminale analogue à celle des autres Monocotylédones, la partie moyenne serait formée par une feuille double semblable à l'écaille ovulifère des Gymnospermes et la partie basale serait constituée par une tige typique. Cette interprétation est basée sur l'étude anatomique et, suivant son auteur, les cladodes des genres *Asparagus*, *Semele*, *Ruscus* et *Danae* rentrent dans un type structural unique en partie caulinaire, en partie foliaire.

Les cladodes de l'*Asparagus medeoloides* constituent pour ARBER (1925) un cas particulier, ils sont l'équivalent d'une préfeuille ; le bourgeon axillaire avorterait généralement après avoir donné cette préfeuille, mais dans certains cas il se développerait en une longue pousse. Cette conception, basée essentiellement sur l'orientation des faisceaux, amène à dissocier le cas de l'*Asparagus medeoloides* des autres *Asparagus*, chez lesquels le cladode a la valeur morphologique d'un axe ; à première vue il paraît difficile d'admettre que les cladodes de cette plante soient les seuls du genre à avoir une nature appendiculaire. JOYEUX (1928 *a* et *b*) a étudié une douzaine d'espèces d'*Asparagus* pour chercher à élucider la question si controversée de la nature morphologique des cladodes ; ses observations sont résumées dans un tableau récapitulatif. Pour cet auteur « la nature morphologique des cladodes est bien axile ; ce sont des pédoncules dépourvus de fleurs, groupés dans l'aisselle d'une feuille rudimentaire ». Il souligne la diversité dans la forme que l'on peut observer d'une espèce à l'autre (cladodes grêles et filiiformes chez l'*A. officinalis*, prismatiques chez *A. decumbens*, aplatis chez *A. sprengeri*, falciformes chez *A. medeoloides*, etc.) et la présence de parenchyme assimilateur (parenchyme palissadique à la face héliophile et parenchyme spongieux à l'autre face). JOYEUX explique la forme étalée des cladodes de l'*A. medeoloides* par le fait que chez cette plante, tous les cladodes situés dans l'aisselle d'une même feuille sont concrescents en un large « cladode composé » pourvu de nombreuses nervures. A chacune de ces nervures correspond une « stèle réduite à deux faisceaux inégaux ». Pour cet auteur ces deux faisceaux se font vis-à-vis et ne sont pas de même nature : celui correspondant à la face la moins éclairée, n'est pas libéro-ligneux, mais fortement sclérifié. Dans les autres espèces, la « stèle » contient un nombre variable de faisceaux libéro-ligneux. Comme conclusion, JOYEUX estime que « dans les *Asparagus*, les cladodes ont la nature morphologique de pédoncules et la valeur physiologique de feuilles ».

GOEBEL (1928-1932) dans son *Organographie der Pflanzen* signale la grande ressemblance qui existe entre les phylloclades de l'*Asparagus medeoloides* et des feuilles en ce qui concerne la structure anatomique, la symétrie dorsi-ventrale, et la vascularisation. Il estime que l'interprétation de KUNTH qui considère les cladodes des *Asparagus* comme issus de pédoncules floraux avortés est vraisemblable ; la transformation d'axes d'inflorescence et de pédoncules floraux en organes stériles arrive fréquemment dans la formation des vrilles.

En dépit du grand nombre d'auteurs favorables à la théorie caulinaire des cladodes, SCHLITTLER (1953) cherche encore récemment à les interpréter comme de véritables feuilles. Pour cela, il s'efforce d'établir des rapports organo-phylo-génétiques entre les Luzuriagoideae (autre sous-famille des Liliacées) et les Asparageae. D'après KAUSSMANN (1955), SCHLITTLER serait

sans doute le seul auteur à considérer les Luzuriagoideae comme des « plantes primitives » vivant encore de nos jours. Les cladodes des *Asparagus* descendraient des Luzuriagoideae, qui sont des plantes à feuilles alternes, lancéolées, avec trois à cinq nervures. Il semble, comme le fait remarquer KAUSSMANN, qu'il soit difficile d'admettre que des espèces vivantes de nos jours puissent être des formes ancestrales d'espèces récentes de la même famille car en principe les espèces voisines actuelles représentent généralement des formes finales et fortement spécialisées. Enfin KAUSSMANN (1955) reprend cette question d'un point de vue différent et à notre avis plus approfondi. Pour toute une série d'*Asparagus* il a fait une étude histologique des points végétatifs et a essayé de démontrer que le développement initial des cladodes de ces plantes est toujours celui d'un axe. Dans tous les cas étudiés et en particulier pour l'*Asparagus medeoloides* les points végétatifs sont toujours divisés en deux parties : la *tunica* et le *corpus ;* la tunica formée de deux assises de cellules se divisant uniquement par des cloisonnements anticlinaux, recouvre toujours un corpus dont la région apicale montre des divisions anticlinales, périclinales et obliques, c'est-à-dire une structure radiaire. Selon KAUSSMANN, il se produirait ensuite de bonne heure un changement dans le type de croissance du cladode qui d'« acroplaste » deviendrait « basiplaste », ce changement au cours du développement permettrait d'expliquer la forme particulière de ces rameaux, tout en confirmant leur nature axiale.

CONCLUSION

Bien que la nature caulinaire des cladodes soit maintenant reconnue par la plupart des auteurs, cet historique nous a permis de montrer la grande diversité des interprétations qui ont été successivement données de ces organes particulièrement complexes.

CHAPITRE XIII

OBSERVATIONS PERSONNELLES SUR LES CLADODES DE L'*ASPARAGUS MEDEOLOIDES* ET ESSAI D'INTERPRÉTATION

Dans ce chapitre nous rendrons compte de nos observations sur la morphologie et l'anatomie des cladodes de l'*Asparagus medeoloides* et nous rappellerons également les modifications provoquées par le traitement gibbérellique et par les différents éclairements. Enfin, nous discuterons les interprétations que nous avons rapportées dans l'historique.

A. — Morphologie des cladodes

Comme nous l'avons déjà indiqué précédemment, les cladodes de l'*Asparagus medeoloides* prennent naissance à l'aisselle d'une feuille réduite et leur disposition sur la tige est alterne. Ces cladodes se distinguent très nettement de ceux des espèces voisines, par leur forme étalée ; ils sont portés par un très court pédoncule. Leur forme extérieure est tout à fait comparable à celle d'une feuille de Monocotylédones. La partie inférieure des cladodes est plus ou moins arrondie, tandis que la partie supérieure se termine en pointe.

On note des différences dans l'aspect et les dimensions des cladodes suivant leur niveau d'insertion sur la tige ; la figure 36 (Chap.VII) donne une représentation de tous les cladodes insérés sur une tige principale, les cladodes inférieurs sont plus petits et plus ou moins en forme de serpe, tandis que les cladodes portés par les nœuds supérieurs sont largement étalés et ont une forme plus régulière. Nous avons déjà vu (Chap. VII) que le rapport Longueur du cladode *L*/largeur du cladode *l* est, dans la plupart des cas, compris entre 2 et 4, ce qui signifie que les cladodes sont généralement de 2 à 4 fois plus longs que larges. Ces cladodes montrent dans leur partie médiane, des faisceaux libéro-ligneux sensiblement parallèles qui ont tendance à s'unir dans les régions apicales et marginales. Nous avons étudié la disposition des points de contact pour l'ensemble d'une plante donnée. Quand on observe un cladode de son extrémité apicale à sa base (fig. 69) on voit au sommet une « nervure » principale (1) ; sur cette « nervure » se branche de chaque côté et à des niveaux généra-

(1) Nous employons pour la clarté de l'exposé le terme de « nervure » bien qu'il soit impropre ; nous pensons en effet que celui de « faisceau » conviendrait mieux.

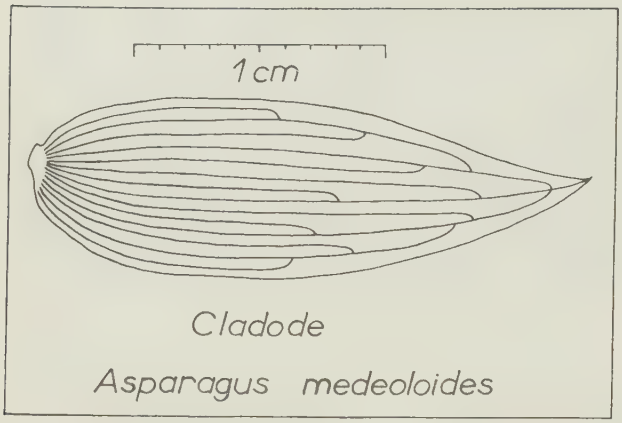


FIG. 69. — « Nervation » d'un cladode.

lement différents, une « nervure » latérale ; sur ces « nervures » latérales s'unissent de nouvelles « nervures » plus marginales qui sont elles-mêmes suivies d'autres ramifications. A chaque point de contact, les trois segments de faisceaux libéro-ligneux en présence simulent à peu près la forme de la lettre *h* (à l'endroit, ou son image vue dans un miroir) : deux segments se prolongent sensiblement en ligne droite tandis que l'autre se raccorde aux deux premiers suivant la forme du jambage. Examinons maintenant l'ensemble des points de contact des faisceaux les plus proches du bord, en envisageant toujours un cladode adulte du sommet vers la base ; les ramifications (correspondant au jambage du *h*) sont orientées soit vers l'extérieur, soit vers le faisceau médian du cladode, donc vers l'intérieur. Nous appellerons ces deux cas possibles : *e*, lorsque les ramifications sont tournées vers le bord externe du cladode et *i*, lorsqu'au contraire elles seront dirigées vers le faisceau médian. Pour les vingt-sept cladodes de la plante étudiée (fig. 36), nous avons relevé toutes les séries de points de contact. Pour l'ensemble des points de contact, nous avons deux fois deux ramifications successives (*i*) vers l'intérieur, 36 fois deux ramifications successives (*e*) vers l'extérieur, 47 fois une ramification (*i*) suivie d'une ramification *e* et 52 fois (*e*) suivi de (*i*). Ce résultat paraît suffisant pour montrer l'existence presque nécessaire d'une alternance de (*i*) avec (*e*). En réalité, si on regarde d'un peu plus près, on s'aperçoit que les résultats varient avec la largeur du cladode et avec le nombre de bifurcations qu'on peut trouver dans une série. Par exemple, pour les cladodes étroits où les faisceaux sont peu nombreux (2 ou 3), les ramifications sont surtout tournées vers l'extérieur ; pour les cladodes plus larges avec cinq bifurcations l'alternance paraît presque absolue. Il semble donc que l'on soit ici en présence d'une sorte de disposition périodique assez comparable à ce que nous avons déjà observé chez d'autres plantes comme le *Chamaecyparis nootkatensis* (BAILLAUD et COURTOT 1955, 1960, 1961) pour la ramification. Cette périodicité pourrait, dans une certaine mesure donner des indications sur les particularités de la croissance du cladode de l'*Asparagus medeoloides*.

B. — Anatomie des cladodes de l'*Asparagus medeoloides*

Pour faire cette étude, nous avons réalisé des coupes transversales (fig. 70) dans la partie médiane des cladodes adultes appartenant à des plantes qui ont été cultivées en serre (lumière du jour et alternance jour-nuit). Ces coupes présentent une symétrie dorsi-ventrale très accusée ; elles sont parcourues par de nombreux faisceaux libéro-ligneux d'importance inégale ; ces faisceaux, sur la structure desquels nous reviendrons, sont situés dans un parenchyme chlorophyllien palissadique à la face supérieure

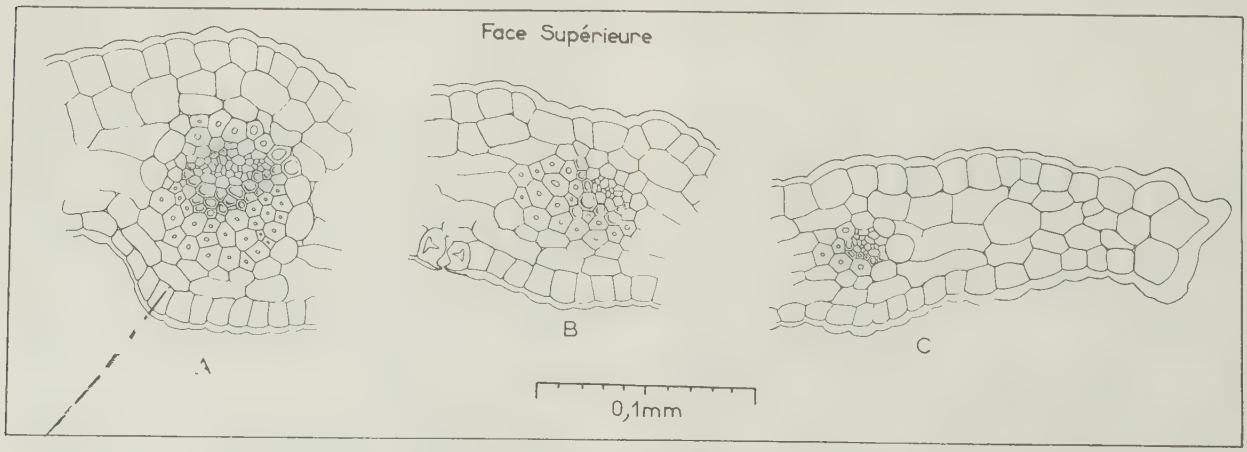


FIG. 70. — Coupe transversale dans un cladode ; *A :* faisceau médian ; *B :* un faisceau latéral situé à droite du faisceau médian ; *C :* faisceau marginal de l'extrémité droite du cladode.

et plus ou moins lacuneux à la face inférieure. L'épiderme inférieur montre de nombreux stomates, tandis que l'épiderme supérieur en est dépourvu. Ces faisceaux libéro-ligneux sont formés d'un massif libérien (composé de tubes criblés, de cellules compagnes et de parenchyme libérien) et d'un massif ligneux dont les vaisseaux sont disposés en V, comme c'est la règle générale chez les Monocotylédones ; le liber est surmonté de quelques fibres sclérenchymateuses, tout au moins dans les faisceaux les plus importants. Tous les faisceaux montrent du côté du bois un important massif de fibres sclérifiées ; ce fait nous semble assez exceptionnel, car généralement, les fibres sont surtout abondantes au-dessus du liber ; même dans certains cas, elles peuvent provenir d'une sclérification partielle des éléments libériens devenus infonctionnels (ESAU 1953). En dehors de la constitution particulière des faisceaux, il faut souligner leur orientation ; en effet, le liber du faisceau médian du cladode est tourné vers la face supérieure (fig. 70*A*) alors qu'habituellement, tout au moins dans les organes foliaires, le liber est situé du côté de la face inférieure. L'orientation des faisceaux latéraux est différente selon que ces faisceaux sont placés à droite ou à gauche de la « nervure » médiane. Le plan de symétrie du faisceau médian est confondu avec le plan de symétrie du cladode, et on aurait pu imaginer (d'après la morphologie externe de l'organe) que les plans de symétrie des faisceaux latéraux seraient parallèles à celui du faisceau médian. Or les faisceaux latéraux sont orientés obliquement vers la droite pour les faisceaux de droite, et vers la gauche pour ceux de gauche (fig. 70*B*). Cette obliquité est d'autant plus accentuée qu'on s'éloigne de la partie médiane. Quant aux derniers faisceaux de chaque extrémité, leur plan de symétrie est presque perpendiculaire au plan de symétrie du cladode (fig. 70*C*). En résumé, la morphologie externe des cladodes et la présence des tissus chlorophylliens bien différenciés en parenchyme palissadique et lacuneux donnent des arguments en faveur de la ressemblance avec les organes foliaires ; cependant la position du cladode qui naît à l'aisselle d'une feuille rudimentaire de même que la structure et l'orientation des faisceaux libéro-ligneux paraissent devoir faire conclure à une nature caulinaire.

C. — Modifications de la structure des cladodes par l'acide gibbérellique

Dans un chapitre précédent, nous avons étudié les modifications produites par l'action de l'acide gibbérellique sur le développement de l'*Asparagus medeoloides*. Nous donnons des graphiques mettant en évidence le très fort allongement des cladodes, allongement qui se manifeste quel que soit le moment du traitement et dont l'intensité est étroitement liée à la quantité d'acide gibbérellique appliquée. Cet accroissement en longueur particulièrement spectaculaire, s'accompagne de modifications importantes dans la structure et la morphologie du cladode ; on peut d'après les figures 36 et 37 données dans le Chapitre VII se rendre compte des variations dans la forme des cladodes ; le rapport L/l prend des valeurs très élevées (fig. 39) et les derniers cladodes ont une forme allongée et très étroite ; l'allongement des cladodes est d'autant plus grand que l'on s'éloigne plus de la base de la plante.

Devant ces différences nous avons pensé qu'il serait souhaitable de comparer pour des niveaux semblables la structure des cladodes pour une plante traitée et pour une plante témoin. La figure 71 donne l'aspect morphologique des cladodes insérés au nœud 5 ainsi que les schémas des coupes transversales.

Déjà à ce niveau, pourtant relativement proche de la base on remarque des variations assez nettes, le cladode de la plante gibbérellinée a une forme plus allongée et ne présente que sept faisceaux libéro-ligneux, alors que le cladode du témoin, plus large, en compte 9. Un peu plus haut, sur la tige, au nœud 10 (fig. 72), le cladode de la plante traitée est effilé et n'a que trois faisceaux tandis que le cladode témoin conserve toujours la forme étalée et a cinq faisceaux libéro-ligneux.

Au nœud 17 (fig. 73), les différences sont encore

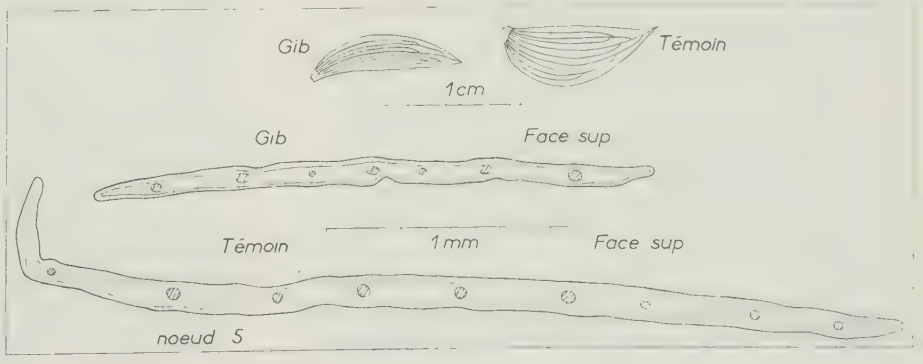


FIG. 71. — Cladodes témoin et traité insérés sur le nœud 5 : aspects morphologiques et schémas des coupes transversales.

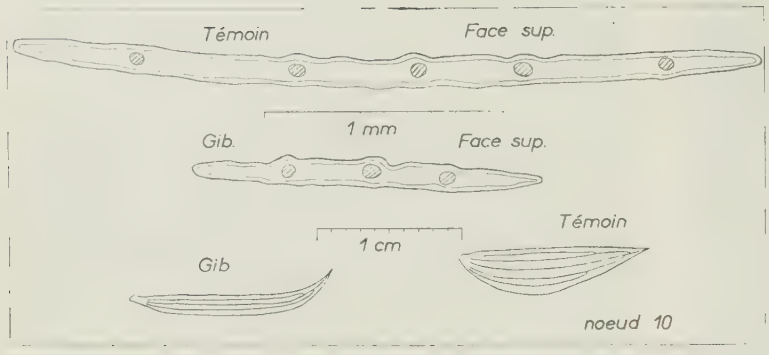


FIG. 72. — Cladodes témoin et traité insérés sur le nœud 10 : aspects morphologiques et coupes transversales.

FIG. 73. — Cladodes témoin et traité insérés sur le nœud 17 : aspects morphologiques et coupes transversales.

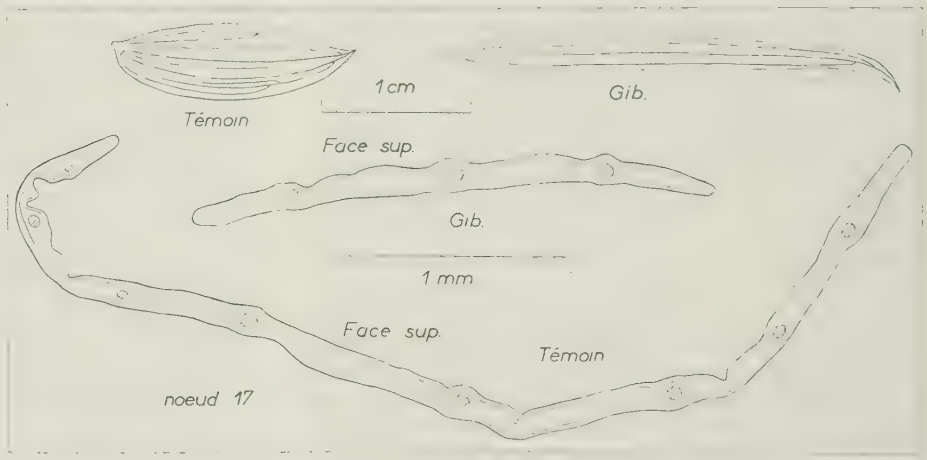


FIG. 74. — Cladodes témoin et traité insérés sur le nœud 17 : coupe transversale de la partie médiane (fort grossissement).

plus nettes ; alors que le témoin a huit faisceaux, le cladode de la plante traitée en a 3, mais ce dernier, très allongé n'évoque plus que de très loin, par sa forme, la morphologie habituelle des cladodes de l'espèce étudiée.

A ce même niveau nous avons fait également une étude anatomique (fig. 74) de la partie médiane des cladodes (témoin et Gib.) : les épidermes, le tissu palissadique et le tissu lacuneux sont moins développés dans le cladode traité.

On retrouve la structure du faisceau que nous avons déjà décrite précédemment, mais l'ensemble faisceau libéro-ligneux et massif fibreux est plus réduit dans la plante traitée.

Au nœud 19 (fig. 75), qui est le dernier qui se différencie chez la plante traitée, les deux sortes de cladodes sont très dissemblables ; alors que le témoin présente 11 faisceaux, le cladode de la plante traitée a la forme d'une aiguille faiblement aplatie dorsi-

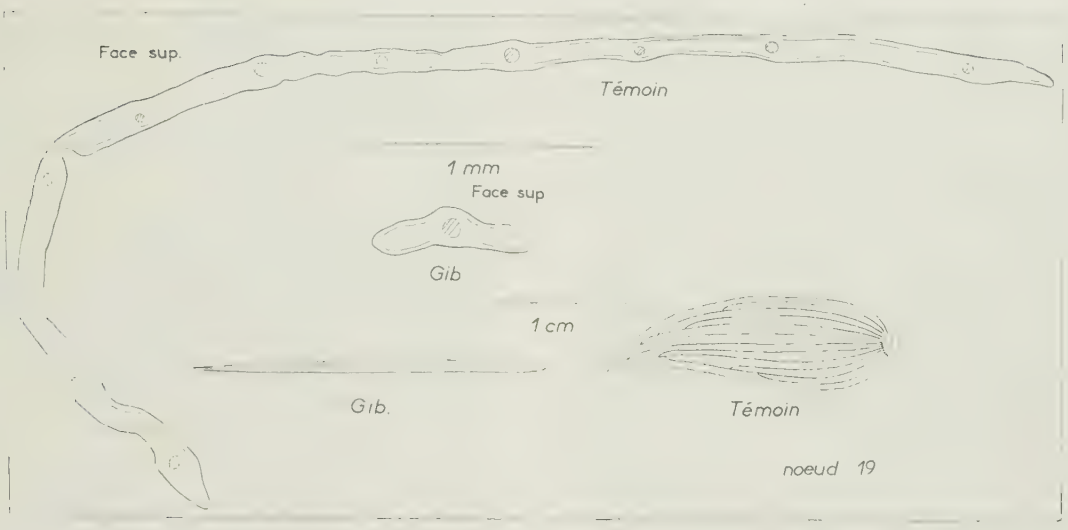


FIG. 75. — Cladodes témoin et traité insérés sur le nœud 19 : aspects morphologiques et coupes transversales.

ventralement avec un seul faisceau libéro-ligneux. L'acide gibbérellique a donc une *action très nette sur la forme* des cladodes et semble provoquer une *réduction extrême de la vascularisation.*

En regardant l'ensemble de nos dessins, il semble qu'on puisse dire qu'il existe un rapport direct entre le nombre des faisceaux et la largeur du cladode ; la différenciation d'un faisceau libéro-ligneux paraît créer autour de lui, une sorte de zone d'inhibition (à droite et à gauche) qui empêche la différenciation d'un autre faisceau jusqu'à une certaine distance.

D. — **Action de la lumière**

Nous avons vu précédemment (Chap. X et XI) les effets de la lumière sur le développement de l'*Asparagus medeoloides*, nous reviendrons brièvement ici sur le développement des cladodes sous des conditions d'éclairement connues. Pour les faibles intensités lumineuses : 440 lx, 660 lx et 1 000 lx, les cladodes portés par les premiers nœuds sont très réduits et il est même parfois difficile de les distinguer des feuilles écailleuses à l'aisselle desquelles ils se développent ; ce caractère se manifeste jusqu'au sixième ou septième nœud surtout pour la plus faible intensité lumineuse de 440 lx. Les cladodes correspondant aux nœuds supérieurs, ont la forme étalée habituelle, mais leurs dimensions semblent être directement proportionnelles à l'éclairement, ils comportent un nombre plus faible de faisceaux libéro-ligneux et nous n'avons jamais observé l'aspect filiforme produit par l'acide gibbérellique.

E. — **Discussion et essai d'interprétation**

Nous allons maintenant tenter de confronter les interprétations, données par les auteurs, avec nos résultats personnels. La position des cladodes insérés à l'aisselle de feuilles écailleuses apporte naturellement un argument en faveur de la nature caulinaire de l'organe, comme le pensait déjà TURPIN ; d'autre part, puisque le cladode des *Asparagus* ne comporte pas de nœud, on peut admettre avec Van TIEGHEM que ce rameau est réduit chez les *Asparagus* à son premier entre-nœud. La forme aplatie foliacée dans le cas particulier de l'*Asparagus medeoloides* pourrait peut-être, dans une certaine mesure, s'expliquer par une concrescence et une soudure de plusieurs cladodes plus étroits. On sait par exemple que, chez l'*Asparagus officinalis*, le groupe de fleurs et de cladodes développés à l'aisselle d'une écaille, est constitué par une pousse médiane de chaque côté de laquelle se trouve une cyme scorpioïde de rameaux subulés (ENGLER et PRANTL 1888). Nous verrons d'ailleurs que cette concrescence pourrait expliquer également l'orientation particulière des faisceaux libéro-ligneux.

Les caractères anatomiques que nous avons pu observer chez les cladodes de l'*Asparagus medeoloides*, révèlent leur nature très complexe. Cependant si nous comparons nos observations à celles faites sur d'autres espèces (JOYEUX 1928), on constate que généralement chaque système vasculaire a tendance à avoir la disposition d'un cylindre central de tige. Par exemple, chez l'*Asparagus officinalis* L., les cladodes montrent dans leur partie médiane, trois

faisceaux libéro-ligneux disposés radialement tandis que dans la partie supérieure, il n'y a plus que deux faisceaux libéro-ligneux opposés. Enfin, chez l'*Asparagus falcatus* L., les cladodes, insérés par trois, bien qu'étant assez étalés, ne présentent qu'un cylindre central médian qui comprend de nombreux faisceaux libéro-ligneux disposés comme dans une tige de Monocotylédones sur plusieurs rangs.

On pourrait donc, en se basant sur les données de l'anatomie comparée des espèces voisines, admettre avec JOYEUX que chez l'*Asparagus medeoloides* le faisceau libéro-ligneux et le massif fibreux qui l'accompagne, représentent une sorte de cylindre central profondément modifié où il n'y aurait qu'un faisceau libéro-ligneux bien différencié ; le faisceau fibreux pourrait provenir, par exemple, de la transformation d'un massif libérien appartenant à un deuxième faisceau réduit à son liber et opposé au premier. Pour le faisceau libéro-ligneux existant, on remarque une sclérification du liber dans ses parties les plus externes et il ne semble pas qu'il y ait d'objections à ce que ce phénomène se manifeste également pour tout un massif libérien. D'autre part, on observe assez fréquemment, surtout chez les Monocotylédones, des faisceaux réduits uniquement à leur liber. On pourrait aussi envisager de trouver ici, une structure comparable à celle qui existe dans les portions terminales des cladodes de l'*Asparagus officinalis* L. : deux faisceaux libéro-ligneux réunis par leur bois, avec lignification du liber. Cette interprétation ne nous paraît pas valable : la disposition du bois en V qui entoure le liber et la présence du pôle ligneux particulièrement net sur la figure 74 (Gib) semble montrer que bois et liber appartiennent à un seul et même faisceau.

Enfin, l'orientation oblique des « cylindres centraux » latéraux, pourrait trouver son explication dans la concrescence d'un certain nombre de cladodes comprenant un seul cylindre central médian ; ces « cladodes-unités » seraient insérés en deux cymes scorpioïdes de chaque côté d'un cladode médian à l'aisselle de la feuille rudimentaire, comme c'est le cas pour les cladodes isolés de l'*Asparagus officinalis*.

Nous avons déjà signalé à plusieurs reprises l'action spectaculaire de l'acide gibbérellique sur la forme des cladodes. Nous nous sommes demandé si ces résultats pouvaient être rapprochés de ceux obtenus par de nombreux chercheurs sur les rameaux ou les organes foliaires. La littérature concernant ce sujet est extrêmement abondante et nous n'avons pas l'intention de passer en revue tous ces travaux. Cependant, on connaît maintenant avec assez de netteté les caractères les plus importants de l'action de l'acide gibbérellique ; on sait en particulier que l'acide gibbérellique provoque généralement une augmentation de la croissance des tiges, alors que les racines se montrent peu sensibles sauf pour les applications de doses élevées qui, au contraire, inhibent la croissance.

Pour les feuilles, il semble, par contre, que les résultats soient beaucoup moins généraux ; le traitement gibbérellique provoque, chez certaines espèces des modifications importantes, alors que chez d'autres les réactions sont faibles. Chez le *Zinnia elegans* (PERNEY 1959), les feuilles des plantes traitées sont plus petites et plus étroites, mais le rapport des deux dimensions longueur/largeur reste sensiblement le même. Chez *Lactuca saligna* (MARCHAL 1961, A. et J. TRONCHET, MARCHAL 1961) les feuilles des sujets traités montrent une réduction en largeur de plus en plus marquée et se réduisent finalement à leur nervure médiane, bordée de part et d'autre par un étroit liséré de limbe, mais il ne semble pas y avoir, pour des feuilles de niveau comparable, une augmentation sensible de la longueur du limbe. TAVANT (1961), avec le *Begonia gracilis*, obtient toujours une réduction de la surface foliaire quelle que soit la concentration de solution d'acide gibbérellique appliquée. MANGE (1961) sur le *Cicer arietinum*, MARCHAND (1961) sur *Mercurialis annua* et BLANC (1961) sur l'*Ocimium basilicum* observent dans tous les cas une réduction du limbe des feuilles ou des folioles. PUTOT (1962) trouve que chez le *Rubia tinctorum* les dimensions des feuilles des plantes gibbérellinées sont toujours très inférieures à celles des plantes témoins. Il n'en est pas de même chez le *Taraxacum officinale* (ROUSSEL 1963 ; TRONCHET A., TRONCHET J. et ROUSSEL 1963), pour lequel les feuilles des plants gibbérellinés, présentent un allongement considérable du pétiole et du limbe, par rapport à leur homologue des plants témoins ; dans ce cas particulier, les feuilles des plants traités atteignent des longueurs parfois doubles de la taille maximum des témoins. Chez le *Trifolium repens*, MANGE (1963) a pu obtenir des feuilles dont la surface des folioles des plantes traitées était sensiblement le double de celle des témoins, mais ici la concentration de la solution gibbérellique utilisée était de 500 ppm.

En ce qui concerne les réactions des feuilles au traitement gibbérellique il semble qu'on obtienne généralement une nette diminution de leurs dimensions et par conséquent une diminution de la surface foliaire à l'exception toutefois des feuilles de *Taraxacum officinale* et de celles de *Trifolium repens*.

Nous pensons donc être en mesure de dire que les cladodes de l'*Asparagus medeoloides* réagissent au traitement gibbérellique à la fois comme des rameaux et comme des organes foliaires ; l'accroissement en longueur de ces cladodes est tout à fait comparable à ce que l'on observe habituellement dans les tiges, mais cet allongement s'accompagne d'une réduction très importante de la surface du cladode puisque

finalement le dernier cladode ne comporte plus qu'une « nervure » bordée de chaque côté par les parenchymes chlorophylliens (palissadique et lacuneux). On retrouve pour ce caractère une structure comparable à celle observée dans les feuilles de *Lactuca saligna*.

Nous avons signalé que la surface des cladodes paraît directement proportionnelle à l'intensité lumineuse. Or, on sait qu'une faible intensité lumineuse provoque un allongement des tiges alors que pour les organes foliaires, les pétioles acquièrent une longueur tout à fait inhabituelle et que les limbes restent petits (SACHS 1874). Il semble donc que les cladodes réagissent à des intensités lumineuses différentes, sensiblement comme les limbes des feuilles.

Comme la morphologie et l'anatomie, les réactions physiologiques des cladodes nous apportent à la fois des arguments en faveur de leur nature caulinaire et de leur nature foliaire.

Les travaux de KAUSSMANN (1942 et 1955) sur l'histogenèse des *Asparageae* pourraient dans une certaine mesure apporter des éclaircissements à ce problème si complexe que la morphologie, l'anatomie et même la physiologie ne sont pas à même d'élucider complètement. Nous n'avons pas repris les études histogénétiques faites par KAUSSMANN sur les premiers stades de développement des cladodes. Pour le cas particulier de l'*Asparagus medeoloides* les coupes longitudinales réalisées à des stades différents, mais tous très jeunes, dans les cônes végétatifs terminaux et latéraux, montrent, suivant leur auteur, les formations habituelles des apex de tige ; la *tunica* formée de deux couches de cellules qui se divisent par des cloisonnements anticlinaux, recouvre le *corpus* qui présente une structure radiaire due à des cloisonnements anticlinaux, périclinaux et obliques. D'autre part, cet auteur montre comment se poursuit le développement du cladode en démontrant l'existence d'une initiale sous-épidermique marginale qui serait responsable de la croissance en largeur du cladode. Cette explication pourrait a priori paraître séduisante ; cependant, les notions de *tunica* et de *corpus* dues à SCHMIDT (1924), comme un certain nombre de théories (théorie de la cellule initiale apicale : HOFMEISTER 1862 ; théorie des histogènes, HANSTEIN 1868) tendant à expliquer les structures plus ou moins complexes présentées par les apex des végétaux, sont en contradiction avec les idées de l'école française de PLANTEFOL (1946, 1947, 1962), BUVAT (1955) et LOISEAU (1959). Ces auteurs ont retrouvé « dans presque toutes les plantes étudiées, un anneau initial constitué de cellules méristématiques » et « un méristème d'attente dont l'activité ne commence réellement qu'au moment où le point végétatif se transforme en point floral ou inflorescentiel » (PLANTEFOL 1962).

Devant un problème si complexe, il nous paraît difficile de prendre position ; il serait sans doute souhaitable de reprendre l'étude des apex de cladode en essayant de trouver avec précision les régions qui présentent des caractères cytologiques particuliers et des mitoses fréquentes.

CONCLUSION

En dépit de toutes les théories contradictoires et des résultats anatomiques, morphologiques et physiologiques qui apportent à la fois des arguments favorables à la théorie caulinaire et à la théorie foliaire des cladodes, il nous semble qu'on peut encore admettre avec Van TIEGHEM, que les rameaux foliacés de l'*Asparagus medeoloides* qui se développent à l'aisselle des feuilles réduites, correspondent à des axes réduits à leur premier entre-nœud. La forme étalée peut, dans une certaine mesure, s'interpréter par la concrescence d'unités plus simples disposées en cymes scorpioïdes. Il est aussi possible qu'il se produise à un certain moment un changement dans le type de croissance du cladode qui d' « acroplaste » deviendrait « basiplaste », sous l'influence, par exemple, d'un facteur auxinique. Ce changement dans le mode de développement est assez comparable à ce que BÜNNING propose pour expliquer la formation d'initiales dans les régions florales par l'hormone de floraison. Enfin, cette hypothèse, qui reste à vérifier, permettrait d'expliquer les réactions particulières des cladodes à l'acide gibbérellique et aux faibles intensités lumineuses, qui tiennent à la fois de celles des tiges et de celles des organes foliaires. L'interprétation de JOYEUX (1928) suivant laquelle les cladodes auraient la nature morphologique de pédoncule et le comportement physiologique de feuilles pourrait également s'appliquer aux cladodes de l'*Asparagus medeoloides*.

CINQUIÈME PARTIE

LES MOUVEMENTS RÉVOLUTIFS

Parmi les phénomènes périodiques, les mouvements des feuilles, des fleurs et surtout des organes volubiles tiennent une place prépondérante. C'est à ces mouvements autonomes que SACHS a donné le nom de *nutation*, terme qui a d'ailleurs été étendu par PFEFFER à tous les mouvements de croissance. BAILLAUD (1957, 1958*b*, 1962 *a* et *b*) a sans doute été un des premiers auteurs à interpréter les mouvements de nutation comme une manifestation de « rythmes endogènes » au sens où BÜNNING (1956) les entend, c'est-à-dire comme des rythmes biologiques qui peuvent se produire sous des conditions extérieures uniformes.

Notre but, dans cette partie de notre travail, est d'étudier pour le *Bulbine annua* et l'*Asparagus medeoloides* les caractères de ces mouvements de nutation.

CHAPITRE XIV

HISTORIQUE

Nous n'avons pas l'intention de faire ici un historique complet de la question. On trouvera d'ailleurs une très abondante et très complète documentation, concernant à la fois les travaux anciens et récents, dans la thèse de BAILLAUD (1957) et dans deux très intéressantes mises au point publiées récemment par cet auteur (BAILLAUD 1962 *a* et *b*). Nous nous contenterons de rappeler brièvement les principales étapes de la connaissance des mouvements et les résultats les plus importants.

A. — Les premières recherches

Au début du XVIII[e] siècle, les mouvements des plantes grimpantes avaient déjà été observés mais les connaissances à leur sujet étaient fragmentaires et confuses. KNIGHT, en 1812, fut sans doute le premier chercheur qui ait montré que la courbure des vrilles au contact d'un support résultait directement de la pression due au contact. Ensuite il faut citer les ouvrages de MOHL (1827) sur le thigmotropisme des vrilles et de PALM (1827) qui considère l'enroulement comme une conséquence des mouvements de l'apex et non comme une conséquence du thigmotropisme. DUTROCHET (1837) pense que l'enroulement résulte de la torsion et il a proposé une hypothèse pour expliquer la circumnutation par un phénomène physico-chimique (antagonisme oscillant entre l'endosmose implétive d'un tissu cellulaire et l'implétion d'oxygène du tissu fibreux). De CANDOLLE, en 1877, suggère que la courbure d'une tige volubile pourrait être due à une croissance inégale des différentes faces. Ces premiers travaux contiennent beaucoup de renseignements, mais c'est surtout DARWIN qui a apporté une contribution importante à la connaissance des mouvements révolutifs.

B. — Les travaux de DARWIN

Ch. DARWIN (1865, 1877 et 1882) a véritablement donné une sorte d'impulsion à la question des mouvements révolutifs ; cet auteur a accumulé de très nombreuses observations concernant aussi bien les mouvements des différentes parties de la plantule : radicule, hypocotyle, épicotyle, cotylédons, que de la plante adulte : tige, stolon, tige florifère, feuilles ; les espèces étudiées appartiennent à des groupes nombreux et variés du règne végétal : Monocotylédones, Dicotylédones, Cryptogames. Ses résultats servent encore de bases aux recherches actuelles. Pour DARWIN, la circumnutation (terme introduit par lui) est un phénomène de croissance inégale et tous les phénomènes de courbure ne sont en fait que des cas particuliers

du phénomène plus général de la circumnutation; il faut d'ailleurs souligner que ces phénomènes de croissance et de courbure sont pratiquement à l'origine de tous les travaux modernes qui ont abouti à la découverte des auxines.

A la suite de la parution des deux grands ouvrages de DARWIN sur les plantes grimpantes et sur les mouvements des plantes en général, de nombreuses recherches ont été entreprises; nous citerons pour mémoire les travaux sur le thigmotropisme des vrilles, sur le géotropisme latéral (NOLL 1886, 1894-1908; ULEHLA 1920; BARANETZKI 1883; WORTMANN 1886 et 1887), et surtout la théorie de l'hypercourbure de GRADMANN (1921), cet auteur pense que chez les organes extrêmement sensibles: une excitation (lumière, pesanteur, etc.) produit une courbure dans un sens; cette courbure provoque une excitation plus grande que la première et déclenche une courbure de contre-réaction plus forte dans l'autre sens et ainsi de suite jusqu'à ce qu'un équilibre se réalise dans la trajectoire.

C. — Les recherches de A. TRONCHET et de ses collaborateurs

Bien que les travaux de A. TRONCHET aient joué à l'origine un rôle déterminant dans l'étude des mouvements révolutifs, nous pensons qu'il est difficile d'en dissocier ceux de ses collaborateurs et de ses élèves. Nous nous proposons, dans ce paragraphe, de rappeler globalement les principaux travaux faits par cette équipe et les résultats les plus importants obtenus au Laboratoire de Botanique de Besançon.

1. — CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DES MOUVEMENTS

A la suite d'HABERLANDT (1924), A. TRONCHET (1935, 1936, 1938 *a*, *b*, *c*, 1941) a étudié l'anatomie physiologique des vrilles et observé les propriétés optiques des ponctuations tactiles. Ces recherches sur « l'équipement sensoriel des vrilles » ont amené leur auteur à reprendre l'étude des mouvements.

Comme les techniques utilisées antérieurement pour l'observation directe des déplacements des organes étaient très imparfaites. A. TRONCHET (1942) a tout d'abord proposé deux méthodes pour l'observation des mouvements, que nous décrirons plus loin. Grâce à la méthode des projections orthogonales, l'étude des mouvements révolutifs allait reprendre un nouvel essor et susciter de très nombreuses recherches portant à la fois sur les mouvements des organes volubiles (vrilles, tiges), sur les mouvements spontanés d'organes foliaires non volubiles et sur les mouvements induits ou provoqués, par exemple, par l'application de substances du type gibbérelline. A. TRONCHET, grâce aux méthodes qu'il a mises au point, a fait progresser considérablement les connaissances concernant la morphologie des mouvements révolutifs qui n'avaient guère évolué depuis les travaux de DARWIN.

Les mouvements ont pu être observés en repérant à peu près simultanément la position du sommet et de la base des parties mobiles de la plante dans les trois dimensions de l'espace : la vitesse du déplacement de l'apex a pu être déterminée de même que la variation de la hauteur. A. et J. TRONCHET (1944, 1945 *a*, *b*, *c*, 1946, 1947) ont également introduit les notions de *rayon efficient* (distance entre l'apex et la base de l'organe mobile), de *point d'infléchissement maximal* (point de la trajectoire où la cote de hauteur est minimum), de *plan d'infléchissement maximal* (chez les vrilles, ce plan est défini par la base de la vrille et les deux points d'infléchissement maximum au cours d'une révolution), d'*angle d'infléchissement* (angle dièdre formé par le plan d'infléchissement maximal avec le plan horizontal), de *ligne d'infléchissement maximal* (ligne qui relie les deux points d'infléchissement maximal).

Les mouvements révolutifs pouvaient donc être analysés dans leur trajectoire (sens, forme, amplitude), et dans leur période (temps nécessaire à l'apex pour faire une révolution); la connaissance de la *vitesse*, de la *cote de hauteur* et du *rayon efficient* allait permettre de mettre en évidence les lois du mouvement révolutif qui étaient méconnues jusque là. On sait maintenant que chez les vrilles, l'apex décrit dans l'espace des ellipses gauches qui peuvent être étroites et allongées ou plus larges et plus ou moins circulaires. La cote de hauteur, le rayon efficient et la vitesse présentent des oscillations dont les minimums et les maximums se succèdent à intervalles de temps relativement réguliers et les oscillations ont tendance à concorder dans le temps pour les trois grandeurs. Le passage périodique de la cote de hauteur par des valeurs minimums permet de décomposer le mouvement révolutif en demi-révolutions; chacune d'elles comprend à son tour, d'abord une phase d'accélération de la vitesse accompagnée d'un accroissement de la cote de hauteur et du rayon efficient, puis une phase de ralentissement de la vitesse avec diminution corrélative de la cote de hauteur et du rayon efficient. Il y a donc, dans le mouvement révolutif des vrilles et peut être des organes foliaires en général, alternance régulière de quatre phases (deux phases d'accélération et deux phases de ralentissement) (A. TRONCHET 1946).

Aux variations de ces trois grandeurs caractéristiques il faut en ajouter une quatrième : la *courbure*, définie par A. TRONCHET (1942), et reprise par BAILLAUD (1957). La courbure varie naturellement en sens inverse du rayon efficient puisque le rayon est d'autant moins grand que l'organe est plus courbe.

Dans le cas des tiges, on obtient des résultats beaucoup moins généraux. La trajectoire, en général plus ou moins elliptique, n'est jamais centrée sur la verticale passant par le point d'immobilisation de la tige (J. TRONCHET 1953); d'autre part cette trajectoire vue dans l'espace n'est jamais rigoureusement hélicoïdale (J. TRONCHET 1954*d*). La hauteur de l'apex est maximum une ou deux fois par période, il en est souvent de même pour la vitesse.

Pour les tiges volubiles, on peut distinguer trois types de courbes de variations des grandeurs caractéristiques (A. TRONCHET 1954; A. et J. TRONCHET 1949; Y. COURTOT 1953; L. BAILLAUD 1957).

— Les variations du rayon efficient suivent plus ou moins étroitement celles de sa composante horizontale tandis que la vitesse ne paraît obéir à aucune règle.

— Les variations du rayon efficient tendent à concorder plus ou moins étroitement avec les oscillations de sa composante verticale : la hauteur de l'apex.

— Le troisième type est intermédiaire entre les deux précédents : les valeurs du rayon efficient culminent alternativement au-dessus des maximums de chacune de ses deux composantes horizontale et verticale.

D'après BAILLAUD (1957), ces distinctions basées sur des caractères qui ne sont pas constants pour une même tige et qui peuvent dépendre, par exemple, du point d'immobilisation « ne se rapportent pas à trois types fondamentaux de comportement physiologique des tiges volubiles, mais plutôt au comportement de ces tiges dans trois types de conditions expérimentales entre lesquels tous les intermédiaires peuvent être réalisés ».

La remise à l'ordre du jour de la question des mouvements par A. TRONCHET (1942 à 1947) a suscité dans la suite de nombreux travaux effectués pour une large part au Laboratoire de Botanique de Besançon par A. TRONCHET et ses collaborateurs. Parmi ces recherches on peut citer celles qui ont trait plus particulièrement à l'étude de la morphologie du mouvement révolutif : A. TRONCHET 1945, 1946 *a* et *b*, 1954, 1960*a*; A. TRONCHET et Mme J. TRONCHET 1945 *a*, *b* et *c*, 1946, 1947, 1949, 1950*a* et *b*, 1951 *a*, *b* et *c*; A. TRONCHET, Mme

J. TRONCHET et Mlle E. CRINQUAND 1952 ; A. QUANTIN 1949, 1950 *a* et *b*, 1951, 1952 *a*, *b* et *c* ; L. BAILLAUD 1950, 1951, 1952, 1953, 1954, 1956, 1957 ; Mme J. TRONCHET 1953, 1954 *a*, *b*, *c*, *d* ; Y. COURTOT 1953, 1955, 1961 ; J.P. PERNEY 1962).

On trouve dans ces travaux des renseignements abondants sur les caractéristiques des mouvements révolutifs des vrilles, des organes foliaires et des tiges volubiles, appartenant aux groupes les plus divers du règne végétal.

2. — ESSAIS D'INTERPRÉTATION

C. ARNAL (1953 *a* et *b*, 1954 *a* et *b*) a montré que les *coléoptiles* présentent eux aussi, durant leur croissance normale un mouvement révolutif bien caractérisé et il formule l'hypothèse d'une liaison entre le mouvement révolutif des coléoptiles et le mécanisme auxinique de leur croissance. Le sommet du coléoptile de Blé produirait de l'auxine de façon périodiquement inégale sur toutes ses faces : la circulation basipète de ces quantités inégales d'auxines engendrerait les courbures de nutation. A. TRONCHET (1954) pense que cette hypothèse ne peut être étendue au cas des vrilles et des tiges volubiles car certains faits paraissent exclure l'intervention de facteurs hormonaux circulant en direction basipète ; après décapitation, les vrilles, et dans certains cas les tiges volubiles, continuent à présenter des mouvements en général assez peu modifiés. La décapitation des coléoptiles arrête la nutation, qui reprend après par suite de la régénération physiologique du sommet, ce qui n'est pas le cas pour les organes volubiles. D'après BAILLAUD (1957) « la région active des tiges volubiles trouve son élément moteur en elle-même et non pas dans la région apicale méristématique ». Ce même auteur, après avoir fait une étude détaillée du mouvement des tiges volubiles, a essayé de formuler les hypothèses tendant à expliquer le phénomène. L'activité des auxines-oxydases est faible dans la région mobile et augmente brusquement dans la partie plus âgée immobile (PILET et BAILLAUD 1957) : il pourrait exister une corrélation entre la faiblesse des systèmes auxines-oxydasique, une forte concentration en auxines et un taux élevé de la croissance et de la nutation. BAILLAUD (1957) pense que des phénomènes enzymatiques provoqués par des diastases munies de fonction thiols, pourraient être impliqués dans le déterminisme du mouvement révolutif. Il estime que « les mouvements à sens variable peuvent être interprétés dans le cadre de la théorie de l'hypercourbure de GRADMANN » tandis que « ceux à sens constant impliquent l'existence d'une corrélation latérale polarisée entre l'allongement des génératrices voisines ». Enfin, un calcul théorique lui a permis de montrer que la vitesse maximum de l'allongement affecte la face latérale qui va devenir convexe tandis que la vitesse minimum intéresse la face opposée. Pour interpréter le rythme de l'allongement d'une génératrice donnée, il suggère l'existence d'un cycle de relaxation lié à une polarité latérale et il ébauche une théorie explicative de la nutation révolutive dans le cadre d'un phénomène autonome.

Le déterminisme du volubilisme est à l'origine de travaux nombreux mais il semble toutefois que jusqu'à présent on reste encore, pour une large part, dans le domaine de l'hypothèse. On sait par exemple, qu'il y a très fréquemment incompatibilité entre le volubilisme et la mise à fleurs ; on a observé également des différences pigmentaires entre les tiges et les stolons riches en pigments anthocyaniques chez le *Convolvulus sepium* et diverses autres espèces (J. TRONCHET 1959-1960). A ce propos, BAILLAUD (1957) a mentionné que les tiges rampantes de *Convolvulus sepium* « sont souvent teintées de violacé foncé » mais il ne donne aucune indication sur la nature des pigments responsables de cette coloration. Les recherches faites par Mme J. TRONCHET (1960 *d* et *e*, 1960 *g*, 1961 *b* et *c*) sur la répartition des pigments anthocyaniques semblent montrer, dans la plupart des cas, l'existence d'une sorte d'antagonisme entre la présence des pigments anthocyaniques et le volubilisme. D'autre part, les travaux sur la teneur des tissus en certains flavonoïdes (J. TRONCHET 1960 *a*, *b*, *c*, *f*, *g*, 1961 *a*, *b*, *c*, *d*, 1962 ; J. TRONCHET et D. MELIN 1962 ; MELIN 1963 *a* et *b*) tendent à établir l'existence d'une relation entre les mouvements révolutifs spontanés ou induits et la présence dans les tissus d'hétérosides de quercétine et de kaempférol (ainsi que de dérivés d'acides cinnamiques).

Il faut également rappeler que les premières tentatives faites pour analyser le déterminisme du mouvement révolutif sont des dosages d'activité auxinique. La portion mobile des tiges volubiles est riche en auxines libres actives, qui se manifestent dans toute la zone en voie de croissance mais elles présenteraient un maximum de concentration dans une région plus éloignée de l'apex que le maximum de croissance (cf. GRADMANN 1928, SALAGEANU 1945, 1946, 1948 cités par BAILLAUD 1962*a*).

3. — ACIDE GIBBÉRELLIQUE ET MOUVEMENT RÉVOLUTIF

Avec la découverte des substances de type « gibbérelline » et de leur rôle, la question des mouvements révolutifs a pu être considérée sous un nouvel aspect. On sait, en effet, que l'acide gibbérellique est capable de faire acquérir un port grimpant à des variétés naines d'espèces possédant par ailleurs des formes volubiles viables ; les réactions sont d'ailleurs variables et on en connaît un assez grand nombre d'exemples que nous ne rappellerons pas en détail (MONNIER et BAILLAUD 1960 ; BAILLAUD et MONNIER 1960 ; TRONCHET J. 1960*d* ; BAILLAUD et COURTOT 1962 ; BAILLAUD, COURTOT, MARSAUD, MONNIER, PERNEY et TAVANT 1962).

A la suite de ces observations, l'hypothèse d'un lien entre le port grimpant et l'action des substances du type gibbérelline a été suggérée ; LONA, BOCCHI, BORGHI et PERI (1956) ont proposé d'admettre que les races volubiles possèdent spontanément des substances physiologiquement analogues aux gibbérellines ou alors qu'elles manquent de certains facteurs inhibiteurs : les gibbérellines pourraient remplacer le gène « grande taille » (LONA). On a pu extraire à partir de graines non mûres du *Phaseolus vulgaris* des substances actives sur la croissance ; parmi ces substances on trouve des auxines (NITSCH et NITSCH 1955) et probablement des gibbérellines. Les dosages de MURAKAMI (1959) portant sur des graines d'espèces non grimpantes, d'espèces à vrilles et d'espèces volubiles semblent montrer une grande activité de substances analogues aux gibbérellines chez les espèces volubiles. A la suite des travaux de LONA et de ses collaborateurs et des résultats positifs obtenus à Besançon notamment sur *Zinnia elegans* (PERNEY 1959 ; TRONCHET 1960 *b* et *c* ; TRONCHET A., Mme J. TRONCHET et J.P. PERNEY 1960 *a*, *b*, *c*) et *Lactuca saligna* (MARCHAL 1961, TRONCHET J. et MARCHAL 1959-1960, TRONCHET A, et MARCHAL 1961, TRONCHET A., Mme J. TRONCHET et MARCHAL 1961) nous nous sommes demandé (BAILLAUD et COURTOT 1962) quels étaient les effets de l'acide gibbérellique sur le port volubile et sur les mouvements révolutifs. Nous avons tenté de donner une interprétation simplifiée et hypothétique des relations entre le volubilisme et les gibbérellines en faisant une sorte de tableau : cette interprétation s'appuie essentiellement sur le fait que les plantes volubiles ont une croissance rapide et que leur région motrice est riche en auxines (GRADMANN 1928, SALAGEANU 1945-1948). Cette activité auxinique élevée et liée au volubilisme pourrait être due à une faible destruction des auxines-oxydases (PILET et BAILLAUD 1957, BAILLAUD 1957). On sait également que l'obscurité favorise le volubilisme (TEODORESCO 1942) et contribue à la conservation des auxines. La faible activité des auxines-oxydases pourrait résulter d'une inhibition par des facteurs particuliers qui seraient peut être des gibbérellines, endogènes ou non (PILET 1957). Cette hypothèse serait susceptible de donner une interprétation de la grande

vitesse de croissance des organes volubiles, mais elle ne suffit pas pour expliquer le mouvement révolutif et l'enroulement. Il faut en plus, faire intervenir par exemple la polarité latérale qui crée une sorte de coordination entre le rythme de l'allongement de chaque génératrice (BAILLAUD 1957).

La découverte des gibbérellines a renouvelé le problème du mouvement révolutif; il apparaît de plus en plus clairement qu'elles jouent un rôle important dans le déterminisme du volubilisme mais il paraît difficile de conclure actuellement qu'elles soient seules impliquées dans ce phénomène.

L'acide gibbérellique n'agit pas seulement sur les variétés naines d'espèces ayant des formes volubiles : son application sur certaines espèces non volubiles provoque chez les sujets traités des mouvements importants de la tige et des feuilles, alors que chez les témoins, les mouvements sont faibles ou même nuls. Citons par exemple *Zinnia elegans* (PERNEY J.P. 1959 ; TRONCHET A., Mme J. TRONCHET et J.P. PERNEY 1960 *a*, *b*, *c*), *Cicer arietinum* (MANGE 1961, 1962), *Lepidium sativum*, *Mercurialis annua*, *Occimum basilicum* (A. TRONCHET, Mme J. TRONCHET, J.M. BRESSOT, G. MARCHAND et Mlle BLANC 1961), *Lactuca saligna* (TRONCHET A. et J. MARCHAL 1959-1960 ; TRONCHET A., Mme J. TRONCHET et J. MARCHAL 1961 *a* et *b*), *Rubia tinctorum* (PUTOT 1962 ; TRONCHET A. et TRONCHET J. et PUTOT 1962), *Taraxacum officinale* (ROUSSEL 1963 ; TRONCHET A., TRONCHET J. et ROUSSEL Cl. 1963).

Les feuilles des différentes espèces étudiées ont généralement des mouvements du type « vrille », avec alternance régulière deux fois par révolution, d'une phase d'accélération de la vitesse correspondant à un maximum de la hauteur de l'apex, et d'une phase de ralentissement de la vitesse accompagnée d'un minimum de hauteur. Il faut signaler toutefois que Mlle ROUSSEL (1963) a observé pour certains relevés concernant des mouvements des feuilles de *Taraxacum officinale*, un seul maximum de hauteur et de vitesse par révolution, ce qui est le cas le plus fréquent chez les tiges volubiles. Cependant, bien que les sujets traités par l'acide gibbérellique aient manifesté des mouvements révolutifs très actifs, on n'a jamais observé jusqu'à présent (sauf pour les feuilles de *Lactuca saligna*) d'enroulement spontané de la tige ou des feuilles plus ou moins modifiées, autour des tuteurs, même lorsque ceux-ci étaient placés dans une position accessible.

CONCLUSION

La question des mouvements révolutifs a donc été envisagée par les chercheurs sous des aspects variés (croissance, polarité latérale, substances de croissance, enzymes, flavonoïdes, gibbérellines) sans toutefois que le problème soit élucidé ; il est possible que l'on ait affaire à un phénomène très complexe dans lequel soient impliqués différents facteurs physiologiques ou biochimiques.

CHAPITRE XV

MÉTHODES D'OBSERVATION ET D'ANALYSE DES MOUVEMENTS RÉVOLUTIFS

Pour étudier les mouvements révolutifs un certain nombre de méthodes ont été utilisées par différents expérimentateurs et elles peuvent s'appliquer aussi bien pour l'observation des vrilles et des organes foliaires que pour les tiges volubiles.

Nous allons rappeler brièvement ces différentes méthodes dont on trouvera d'ailleurs des descriptions détaillées dans BAILLAUD (1957, 1962*a*) et nous nous étendrons plus longuement sur celle que nous avons nous-même utilisée.

A. — Méthodes de DARWIN

Pour étudier les mouvements de faible amplitude, les plantes en pots sont installées dans une sorte d'enceinte dont la face supérieure est constituée par une grande lame de verre horizontale et les faces latérales sont formées de deux lames verticales. Un fil de verre très fin et long de 6 à 18 mm est fixé à l'extrémité de la tige ou de la vrille au moyen d'une solution alcoolique de gomme laque ; à l'autre extrémité du fil, on fond une petite goutte de cire à cacheter noire. Au-dessous et en arrière, une petite lame de carton marquée d'un point noir est fixée à la tige enfoncée dans la terre. L'observateur place son œil en alignement avec le point noir du carton, la goutte de cire, et marque sur la vitre horizontale un point correspondant à la position de l'extrémité de l'organe.

Pour observer une grande amplification du mouvement, DARWIN a adopté une autre méthode qui consistait à fixer deux petits triangles de papier mince aux deux extrémités du fil de verre ; quand leurs sommets étaient alignés, il traçait un point sur la lame horizontale comme dans la première méthode.

Ces méthodes ont sans doute permis à son utilisateur de faire de nombreuses et bonnes observations, mais elles ont cependant été critiquées (WIESNER 1881).

B. — Méthode de WIESNER

Cette méthode est toujours basée sur les projections orthogonales, mais WIESNER place au-dessus de la plante deux vitres horizontales, séparées par un dioptre muni de fils croisés, il relève sur la vitre supérieure les déplacements de l'extrémité de l'organe en mouvement.

C) Méthode de TEODORESCO

Teodoresco, en 1925, plaçait une feuille de papier sous la plante et au moyen d'une équerre graduée disposée verticalement, il repérait sur cette feuille la projection de l'apex de l'organe en mouvement.

D) Méthode de GRADMANN

Gradmann disposait l'organe à étudier sous une vitre horizontale et pour l'observation, il se plaçait de manière à ce que l'image de sa pupille soit superposée à l'apex.

E) Méthodes proposées par A. TRONCHET

Tout en s'inspirant des dispositifs expérimentaux précédemment décrits, A. Tronchet s'est efforcé de mettre au point des méthodes d'observations plus précises.

1° La méthode des deux chambres claires

Elle permet d'obtenir pour chacune des positions successives de l'extrémité de l'organe étudié, une représentation schématique donnant sa situation dans l'espace et sa courbure par deux dessins très simplifiés ; ces relevés sont effectués suivant deux directions de visée perpendiculaires (A. Tronchet 1942 ; A. Tronchet et J. Tronchet 1944). Les figures sont obtenues à l'aide de deux chambres claires placées l'une verticalement (chambre claire « universelle »), l'autre horizontalement (chambre claire d'Abbe), de manière à ce que la tige soit représentée vue de dessus et vue de côté. La confrontation des deux schémas permet de reconstituer la position et la courbure de la partie nutante à des intervalles de temps égaux correspondant aux relevés (généralement cinq minutes). Cependant cette méthode ne peut fournir aucune donnée numérique valable en raison des déformations dues à la perspective et elle ne permet pas une analyse très précise du mouvement.

2° La méthode des projections orthogonales modifiée par A. Tronchet (1942)

a) *Description de la méthode.* C'est ce procédé que nous avons employé et le dispositif expérimental est schématisé sur la figure 76 (Y. Courtot 1953). La plante à étudier est placée dans une enceinte dont la température est réglable et peut être maintenue sensiblement constante pendant toute la durée de l'expérience ; la face supérieure de l'enceinte est formée d'une vitre horizontale ; on utilise, pour effectuer les relevés, une équerre graduée fixée verticalement sur un socle ; grâce à l'image virtuelle donnée par la vitre on fait coïncider par visée le bord inférieur de l'équerre et l'extrémité de l'organe ; le point ainsi obtenu correspond à la projection horizontale de l'apex. En se plaçant latéralement on voit l'image de l'équerre dans la vitre en même temps que l'image de l'apex ; on peut ainsi déterminer facilement la distance de l'apex à la vitre horizontale.

Cette méthode permet donc de relever simultanément, les projections orthogonales du déplacement du sommet de l'organe sur un plan horizontal et les modifications de hauteur dans un plan vertical à des intervalles de temps égaux. Les résultats obtenus donnent, avec une approximation de l'ordre du millimètre, la position de l'extrémité de l'organe dans l'espace. En reliant sur la vitre horizontale les points de projection des déplacements de l'apex à des intervalles de temps réguliers, on obtient ainsi la projection de la trajectoire décrite. Cette trajectoire est ensuite relevée sur un papier calque. Grâce à ces données, on peut procéder à une analyse relativement précise du mouvement révolutif.

b) *Caractéristiques du mouvement.* En partant des données obtenues par la méthode des projections orthogonales nous allons définir les principales grandeurs caractérisant le mouvement (A. Tronchet 1942 ; Tronchet A. et Tronchet J. 1944, 1946 ; Y. Courtot 1953 ; L. Baillaud 1957, 1962).

Désignons par S le sommet de l'organe, par S' la projection orthogonale de S sur le plan horizontal, par ω la base fixe de la partie nutante et par ω' la projection de ω sur la vitre (voir fig. 77).

— *la hauteur H du sommet* s'obtient rapidement en soustrayant la valeur des distances verticales de la base fixe et du sommet au plan horizontal ($H = \omega'\omega - S'S$) ; H est positif si S est au-dessus du plan horizontal passant par ω et négatif si S est au-dessous de ce plan.

— *le rayon efficient R* est la longueur du segment de droite joignant ω et S ($R = \omega S$), ωS est l'hypoténuse d'un triangle rectangle ayant pour côté $\omega' S'$ (droite qui joint sur le plan horizontal les projections de la base fixe et du sommet) et H (hauteur du sommet à l'instant considéré).

— *la vitesse moyenne V* est égale au quotient de l'espace parcouru (en mm) par le temps exprimé par exemple en secondes

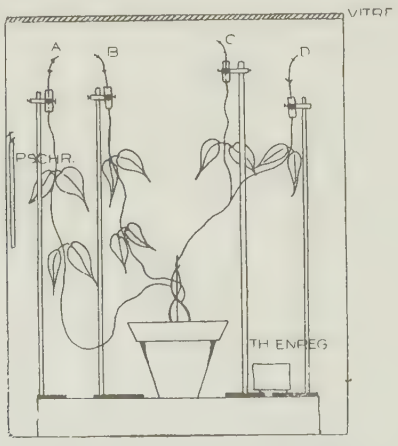


Fig. 76. — Schéma du dispositif expérimental utilisé pour étudier les mouvements révolutifs.

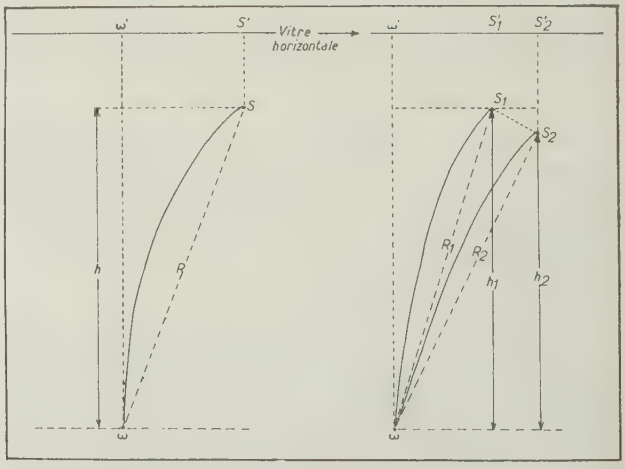


Fig. 77. — Schémas mettant en évidence les grandeurs caractéristiques du mouvement révolutif.

(ou en minutes) qui sépare deux relevés successifs. Etant donnée la fréquence des mesures (5 ou 10 mn) on peut assimiler l'espace parcouru par le sommet, dans l'intervalle de temps, à la distance qui sépare deux positions successives du sommet. Appelons S_1 et S_2 les deux positions du sommet et H_1 et H_2 la hauteur de l'apex aux deux instants considérés. La distance S_1S_2 est encore l'hypoténuse d'un triangle rectangle ayant pour côté $S'_1S'_2$ et la valeur absolue des différences de hauteur (H_1-H_2 ou H_2-H_1). L'espace parcouru, déterminé de cette façon, n'a qu'une valeur approchée, car en fait, le sommet de l'organe décrit une courbe et non une droite ; mathématiquement l'arc sous-tendu est confondu avec la corde, mais les mesures étant faites, comme nous l'avons souligné plus haut, avec une approximation de l'ordre du millimètre, l'erreur commise en confondant l'arc sous-tendu et la corde excède rarement un millimètre et peut être considérée comme négligeable.

c) *Détermination rapide des caractéristiques du mouvement.* Pour déterminer rapidement les différentes valeurs de *H*, *R* et *V*, en évitant de nombreuses opérations fastidieuses, on peut se servir d'un abaque préconisé par A. et J. TRONCHET (1953) et dont nous donnons un schéma (fig. 78) mettant en évidence le principe et l'utilisation (Y. COURTOT 1953). Pour réaliser cet abaque on trace sur du papier millimétré, deux échelles perpendiculaires *Ox* et *Oy*, divisées en millimètres et numérotées à partir de l'origine *O* ; on trace, en prenant toujours *O* pour origine, des arcs de cercle équidistants dont les rayons sont égaux à la distance de *O* à chacune des divisions des échelles et par suite différents l'un de l'autre de 1 mm. Etant donné le triangle rectangle dont on veut connaître la longueur de l'hypoténuse, à partir des deux côtés de l'angle droit, on porte en abscisse et en ordonnée, les longueurs des deux côtés, on trace à partir de ces points des perpendiculaires aux axes *Ox* et *Oy*. La longueur en millimètres de l'hypoténuse est donnée par le rayon de la circonférence passant par le point d'intersection de deux perpendiculaires. Cette méthode présente une

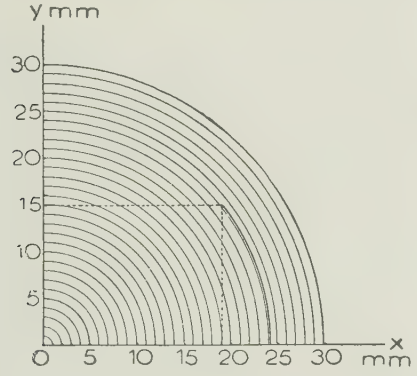


FIG. 78. — Principe et utilisation de l'abaque.

cause d'erreur : il est en effet assez rare que le point d'intersection des deux perpendiculaires se trouve exactement sur un des arcs de cercle de l'abaque ; il peut être entre deux tracés. Etant donné l'ordre de précision des mesures, on peut prendre comme valeur de l'hypoténuse, le nombre correspondant au rayon du plus grand arc de cercle de l'abaque passant au-dessous du point d'intersection considéré. L'emploi de l'abaque qui évite une perte de temps considérable a encore été amélioré par BAILLAUD (1952, 1957). Pour obtenir rapidement et sans calcul la valeur de la hauteur, cet auteur propose de reporter directement sur un graphique les variations de la distance du sommet à la vitre (cette valeur est obtenue directement en lisant la position du sommet sur l'image de l'équerre verticale : *S'S*) en dessous d'un axe des abscisses représentant le plan horizontal de la vitre. La courbe des variations de la hauteur s'obtient rapidement en traçant un nouvel axe des abscisses parallèle au précédent et séparé de lui par une distance égale à $\omega'\omega$ (distance de la base fixe à la vitre).

Pour évaluer la valeur du rayon efficient *R*, BAILLAUD propose l'emploi d'un compas à pointes sèches. Sur le calque de la trajectoire on place les deux pointes du compas sur les points qui représentent les projections de la base fixe ω et du sommet S_1 (ω' et S'_1) pour une position donnée du sommet. Le graphique des variations de *H* a été établi comme nous l'avons dit précédemment. A l'instant t_1 la valeur de la hauteur est H_1 ; désignons par A_1 l'extrémité du segment de droite représentant H_1 (fig. 79), on trace à partir de A_1 un axe A_1x_1 parallèle à *Ox* ; avec le compas à pointes sèches qui donne par son écartement la distance $\omega'S'_1$, on place une pointe en A_1 et l'autre sur la droite A_1x_1 ; on obtient le point B_1. Il suffit ensuite de reprendre le compas dont une des pointes est posée sur B_1 et l'autre sur t_1. On obtient ainsi la valeur du rayon efficient R_1 à l'instant t_1 ; on reporte ensuite cette valeur sur le graphique à l'instant t_1. On procède ainsi de suite pour les instants t_2, t_3... et le diagramme des variations de *R* est obtenu rapidement sans opérations fastidieuses et avec un minimum d'erreurs.

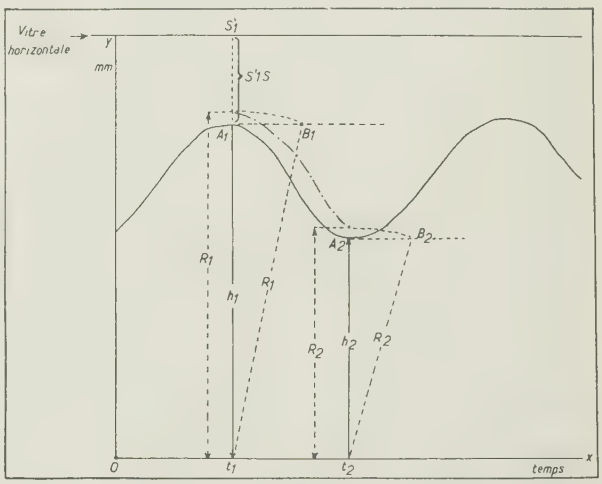


FIG. 79. — Détermination rapide des caractéristiques du mouvement à l'aide d'un compas à pointes sèches (méthode préconisée par BAILLAUD).

3° MÉTHODE CINÉMATOGRAPHIQUE

La méthode cinématographique a été souvent utilisée pour l'étude des mouvements révolutifs (GRADMANN, RAWITSCHER, ZIETZ, VON DENFFER). TRONCHET et ses élèves utilisent couramment ce procédé qui donne des renseignements précieux, en particulier pour l'étude des mouvements de faible amplitude, qui souvent ne seraient pas décelables par l'observation directe. ARNAL (1953) a fait également une étude cinématographique de la croissance des coléoptiles de Graminées qui lui a permis de constater que ces organes n'ont pas une croissance rectiligne mais présentent des mouvements de nutation.

F. — Méthodes diverses

Nous citerons ces méthodes pour mémoire : DEWEVRE et BORDAGE (1892) utilisaient un système photographique composé de deux appareils dont l'obturateur était ouvert ; les observateurs fixaient à l'extrémité de la partie nutante un petit fil

de verre dont la pointe arrondie était peinte en blanc : la trajectoire décrite par la pointe de verre s'inscrivait sur des plaques photographiques. J.C. Bose se servait d'un appareil appelé « crescographe » pour étudier le thigmotropisme des vrilles. Enfin Arnal (1955) a mis au point un nutatiomètre enregistreur pour l'étude des mouvements des coléoptiles à l'obscurité.

Conclusion

Pour notre part, nous avons utilisé uniquement la méthode des projections orthogonales modifiée par A. Tronchet. Cette méthode présente sans doute quelques imperfections (Baillaud 1957) mais nous pensons néanmoins que son utilisation permet une analyse morphologique particulièrement précise du mouvement révolutif.

Chapitre XVI

MOUVEMENTS RÉVOLUTIFS DE LA PREMIÈRE FEUILLE ASSIMILATRICE DU *BULBINE ANNUA*

On sait depuis longtemps que le mouvement révolutif n'est pas uniquement le privilège des plantes volubiles ou des plantes à vrilles, qui, elles, sont susceptibles grâce à l'amplitude de leur circumnutation de s'enrouler autour d'un tuteur. Un grand nombre de plantes non grimpantes et non volubiles peuvent avoir des feuilles, des folioles ou des tiges qui sont capables de présenter des mouvements. Nous rappellerons le cas bien connu de certaines légumineuses qui montrent des mouvements importants et rapides (par exemple les folioles latérales de *Desmodium gyrans*). Comme nous l'avons signalé Darwin fut sans doute le premier auteur à indiquer la généralité de ce phénomène dans les plantes les plus diverses et à différents stades de développement (plantule, plante adulte).

A. — Historique

Chez les Monocotylédones, il semble que ce phénomène soit moins général ou qu'il ait fait l'objet de moins d'observations. On trouve cependant quelques références : C. et F. Darwin (1882) ont étudié chez *Avena sativa*, *Zea mays* et *Phalaris canariensis*, les mouvements de circumnutation d'un cotylédon en forme d'étui que nous pouvons assimiler à ce que nous appelons maintenant le « coléoptile » des Graminées ; étant donné la méthode employée que nous avons décrite plus haut, il semble que la trajectoire observée par ces auteurs, ait pu être déformée par le fait que les expérimentateurs fixaient une goutte de cire à l'extrémité du coléoptile qui est un organe très fragile ; le poids de la goutte de cire nous paraît suffisant pour avoir pu fausser en partie les résultats. Leurs observations ont porté également sur la circumnutation de la partie basilaire d'un cotylédon d'*Allium cepa*, de la plumule de *Canna Varscewiczii* et d'*Asparagus officinalis*, et sur les mouvements des jeunes feuilles de *Canna Varscewiczii*.

D'après Baillaud (1962), les mouvements de la première feuille des Monocotylédones et des coléoptiles de Graminées, ont été encore signalés par Rothert (1894) ; Maillefer (1913) et Schumacher (1958), les considèrent même comme un phénomène gênant pour l'interprétation de certaines expériences. Baillaud fait d'ailleurs remarquer judicieusement que Maillefer qui a étudié la projection latérale des coléoptiles, relevait surtout les variations périodiques autonomes de courbure dont il ne connaissait en fait qu'une composante. Arnal (1953, 1954, 1955, 1956, 1958) est sans doute le premier auteur qui ait essayé d'analyser la trajectoire décrite par le coléoptile de Blé. Il utilisait pour cette étude la méthode cinématographique et un appareil enregistreur de sa fabrication : le *nutatiomètre* qui lui donne à la fois les caractères de la trajectoire dans l'espace et des courbes de variations continues, les mesures pouvant être faites à l'obscurité complète. Il obtient également des renseignements sur la période de la révolution et la durée du mouvement. La projection orthogonale sur un plan horizontal de la trajectoire d'un coléoptile de *Triticum sativum* est parfois presque circulaire mais le plus souvent elle a la forme d'une ellipse plus ou moins aplatie dont le grand diamètre est en général dans un plan perpendiculaire à l'axe du grain, et au plus grand diamètre des coléoptiles ; cependant l'orientation de la trajectoire n'est pas constante. Son amplitude est d'abord petite (1 à 2 mm) puis elle atteint de 5 à 8 mm et diminue ensuite ; suivant Arnal, elle présente son maximum pendant la « grande période de croissance » globale. La vitesse du déplacement n'est pas constante ; elle présenterait deux maximums et deux minimums par révolution, les minimums étant situés aux extrémités du grand diamètre de la trajectoire, c'est-à-dire que le mouvement serait assez semblable à celui des vrilles. En même temps Arnal étudie les variations de la forme des coléoptiles au cours des mouvements : il constate

que la zone de courbure, qui se forme au début à quelques millimètres du sommet, se déplace peu à peu vers le bas, sans toutefois atteindre la base du coléoptile qui reste toujours verticale. Ces phénomènes se répéteraient périodiquement. Pour le *Triticum sativum*, ARNAL (1956) a observé que « l'élévation de la température diminue la durée de la période de nutation mais à toute température, la période reste proportionnelle au temps de courbure phototropique c'est-à-dire à l'inverse de la vitesse de circulation de l'auxine ».

ARNAL a étudié également le comportement des plantules de Blé étiolées ; d'après lui, l'étiolement provoque une augmentation de la croissance totale et élève le maximum de vitesse de croissance ; il maintient le mouvement révolutif « à un stade qui n'est que transitoire et éphémère à la lumière ». Les réactions des coléoptiles sont d'ailleurs sensiblement les mêmes à l'obscurité complète ou sous un faible éclairement. Toutefois, aux oscillations normales observées en demi-obscurité s'ajoutent pour une obscurité complète, des petites oscillations rapides. D'après BAILLAUD (1962) on peut se demander s'il existe vraiment une différence de réaction ou si ce comportement différent doit être attribué aux techniques employées (nutatiomètre et enregistrement cinématographique). La décapitation des coléoptiles (ARNAL 1953) produit un ralentissement momentané de la croissance et un arrêt temporaire du mouvement révolutif. La croissance reprend ensuite ainsi que le mouvement, mais la trajectoire est plus petite que celle des témoins.

Avec l'application d'acide gibbérellique sur les coléoptiles de Blé, ARNAL (1958) obtient un mouvement révolutif, présentant sensiblement les mêmes caractères qu'à l'obscurité. Ces résultats ont d'ailleurs amené leur auteur à envisager, tout au moins dans le cas particulier des coléoptiles, l'intervention de facteurs auxiniques et gibbérelliques. Les expériences d'ARNAL sur les coléoptiles ont provoqué les recherches de JOERRENS (1959) qui a repris l'étude de cette question. JOERRENS décapite les coléoptiles et place sur leur sommet une pâte à l'eau sans auxine ; au bout de 2 h, le mouvement s'arrête et reprend plus tard lorsque la régénération physiologique du sommet s'est produite ; la nutation se poursuit jusqu'à la fin de la croissance. Ces résultats sont en accord avec ceux observés par ARNAL. Ensuite JOERRENS réalise une deuxième série d'expériences ; sur l'extrémité du coléoptile décapité, il place une pâte contenant 0,2 % d'acide indolyl-acétique ; le mouvement se poursuit sans arrêt mais avec une trajectoire irrégulière : ce caractère est peut-être dû à la concentration relativement élevée de la solution.

Les observations concernant les mouvements des feuilles de Monocotylédones sont encore très fragmentaires et, en dehors des relevés précis faits sur les coléoptiles, les travaux sont peu nombreux. Nous avons nous-même (COURTOT 1955) donné des renseignements sur le mouvement de la première feuille du *Bulbine annua*.

B. — **Recherches personnelles**

Nous nous proposons maintenant de relater nos observations sur la nutation de la première feuille du *Bulbine annua*.

1. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons utilisé pour cette étude des plantules de *Bulbine annua* L. obtenues à partir de graines semées et cultivées dans les serres du Jardin Botanique de Besançon. Nous avons étudié plus haut la morphologie des plantules qui sont du type « hypogé » : le cotylédon a une de ses extrémités qui reste fixée à la graine tandis que l'autre forme une courte gaine (la gaine cotylédonaire) autour de la première feuille assimilatrice qui sera à son tour percée dans sa région inférieure par la deuxième feuille. Cette première feuille allongée, de section plus ou moins elliptique, se termine en pointe atténuée. Lorsqu'elle atteint une longueur de 5 à 7 cm nous avons remarqué qu'elle était animée d'un mouvement révolutif assez net, et nous avons essayé de caractériser ce mouvement. Les plantules ont été disposées dans une enceinte à température réglable dont la partie supérieure est constituée par une vitre horizontale (fig. 76). En utilisant la méthode des projections orthogonales modifiée par A. TRONCHET, nous avons relevé à intervalles de temps réguliers, la projection du sommet de la première feuille assimilatrice sur un plan horizontal ; le mouvement étant relativement lent, les mesures ont été faites toutes les 10 mn. La position de la base fixe de la feuille ω a été également repérée de même que sa distance à la vitre horizontale. Simultanément nous avons déterminé la hauteur H du sommet S (distance de S au plan horizontal passant par la base ω). En utilisant la méthode du compas à pointes sèches préconisée par BAILLAUD et rappelée plus haut, nous avons pu déterminer rapidement les valeurs du rayon efficient R et de la vitesse moyenne V du sommet pendant chaque intervalle de temps compris entre deux relevés successifs.

Grâce à ces méthodes, nous avons donc pu étudier les caractères de la projection de la trajectoire sur un plan horizontal et les variations des grandeurs caractéristiques qui permettent de définir le mouvement dans l'espace.

2. — ETUDE DU MOUVEMENT RÉVOLUTIF

Les relevés ont été faits à une température comprise entre 22 et 25 °C.

a) *Forme, dimensions et sens de la trajectoire*

Dans son mouvement, le sommet de la feuille ne

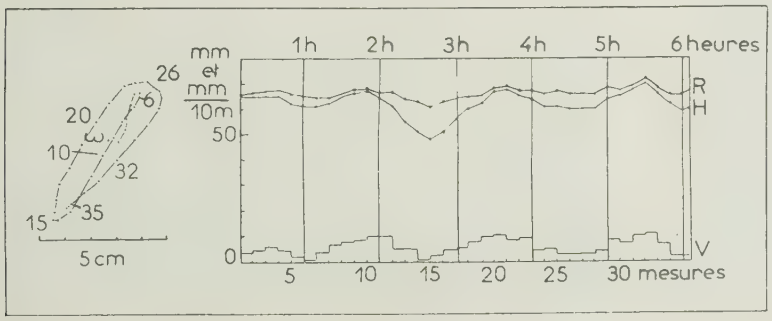


FIG. 80. — A gauche : projection orthogonale des déplacements du sommet de la première feuille assimilatrice de *Bulbine annua* ; à droite : diagramme des variations de H, R et V.

s'écarte que faiblement d'un plan vertical passant par sa base ; dans tous nos relevés, la position de la projection de la base ω se trouve toujours sensiblement dans le plan médian de la trajectoire horizontale (fig. 80 et 82). Cette trajectoire a la forme d'une ellipse ; au début elle est étroite : 60 mm sur 5 mm, puis elle devient plus ample : 60 mm sur 15 mm, 65 mm sur 15 mm, 85 mm sur 15 mm, pour atteindre finalement 92 mm sur 60 mm (fig. 82). On sait que le sens de la trajectoire est généralement constant chez les tiges volubiles et que la variabilité du sens s'observe souvent

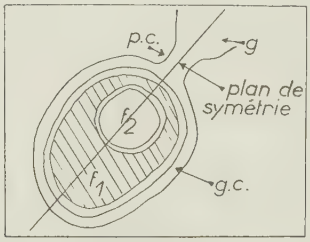


FIG. 81. — Coupe transversale schématique de la plantule de *Bulbine annua* au niveau de la gaine cotylédonaire *g.c.* ; *g* : graine ; *p.c.* : petiole cotylédonaire ; f_1 et f_2 : première et deuxième feuille assimilatrice.

b) *Durée de la période*

La période d'un mouvement de nutation est mesurée d'après la projection orthogonale de la trajectoire, par la durée d'une révolution. Pour une température comprise entre 22 et 25 °C, nous avons observé chez le *Bulbine annua* des périodes de 3 h 20, 3 h 45, 4 h 10. Pour *Triticum sativum*, la période est d'une heure environ (ARNAL) ; pour *Avena sativa*, 1 h (C. et F. DARWIN) ; pour *Zea mays*, 4 h (ibid) ; pour *Phalaris canariensis* 2 h (ibid.) ; les coléoptiles de Graminées ont donc une période assez variable mais relativement courte à l'exception du maïs. Les autres plantes monocotylédones étudiées : *Allium cepa*, 4 h 35 (C. et F. DARWIN), *Asparagus officinalis:* 4 h (ibid.), *Canna Warszewiczii*, 16 h environ (ibid.), ont une période plus longue et le *Bulbine annua* paraît se rattacher à ce deuxième groupe qui semble se caractériser par une durée plus longue de la période.

c) *Variations des grandeurs caractéristiques du mouvement révolutif*

Pour les différents relevés nous avons représenté graphiquement les variations de la hauteur de l'apex, du rayon efficient et de la vitesse. Les courbes obtenues

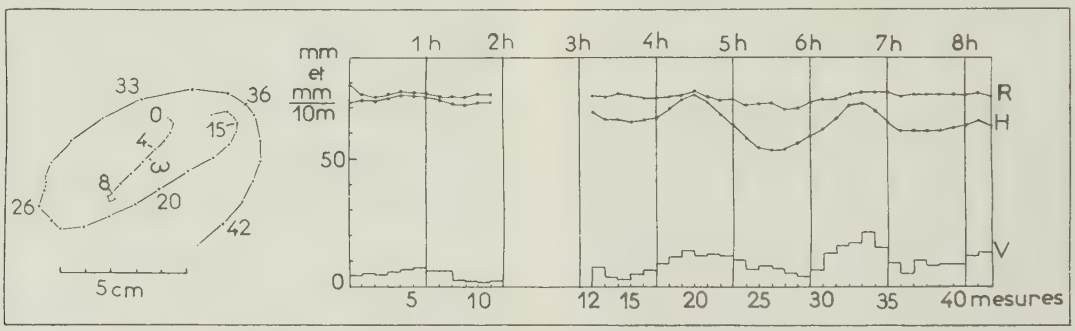


FIG. 82. — A gauche, projection orthogonale des déplacements du sommet de la première feuille assimilatrice de *Bulbine annua* ; à droite, diagramme des variations de *H*, *R* et *V*. Les relevés ont été interrompus pendant 1 h 10 mn.

chez les vrilles (DARWIN 1877 ; TRONCHET J. 1954) et les jeunes semis (DARWIN 1882). Pour la première feuille de *Bulbine annua*, la trajectoire est décrite pour tous les individus dans le même sens et nous n'avons pas observé d'inversion du sens au cours de nos expériences. Pour définir le sens du déplacement, nous donnons avec BERTON (1948) et BAILLAUD (1952) la préférence aux mots « positif » et « négatif » qui nous paraissent assez clairs : le sens + ou sens trigonométrique est le sens inverse de celui des aiguilles d'une montre, la plante étant observée par dessus. Il semble donc que dans le cas du *Bulbine annua* la trajectoire de la première feuille assimilatrice soit toujours décrite dans le sens négatif.

montrent des oscillations d'amplitude relativement faible ; les minimums et les maximums se succèdent à intervalles de temps très réguliers et ont tendance à concorder dans le temps pour les trois grandeurs. Les positions 6, 15, 26, 35 de la projection orthogonale du sommet (fig. 80) correspondent à des valeurs minimums de *H*, *R* et *V* ; il en est de même pour 8, 15, 26, 36 dans une autre observation (fig. 82). Ces points indiquent la position la plus basse de l'extrémité de la feuille, et en même temps le moment où la courbure de l'organe est la plus grande. Ces positions qui correspondent au minimum de la vitesse sont situées sur la projection orthogonale de la trajectoire, sensiblement aux extrémités du grand

diamètre de l'ellipse décrite par le sommet dans son mouvement. Les points 10, 21, 31 (fig. 80) et 4, 20, 33, 42 (fig. 82) représentent les valeurs maximums de H, R et V ; ils sont situés sur la projection orthogonale de la trajectoire au voisinage de la projection de la base fixe ω. Au moment où le sommet de la feuille occupe ces positions, la feuille est redressée, et la vitesse du mouvement atteint ses valeurs maximums.

Les variations périodiques de ces trois grandeurs permettent d'analyser avec précision le caractère du mouvement. Chaque révolution peut se décomposer en deux demi-révolutions au cours desquelles, la hauteur, le rayon efficient et la vitesse atteignent une valeur maximum suivie d'une valeur minimum ; chaque demi-révolution comprend donc une phase d'accélération de la vitesse corrélative d'une position plus haute du sommet de la feuille qui présente alors un minimum de courbure et une phase de ralentissement de la vitesse correspondant à une hauteur minimum du sommet et au maximum de courbure de la feuille. Le mouvement révolutif de la première feuille de *Bulbine annua* est caractérisé par une alternance régulière de quatre phases : deux phases d'accélération et deux phases de ralentissement comme c'est la règle pour les mouvements des vrilles (TRONCHET A. et J. 1951*a*) et, dans une certaine mesure, pour les organes foliaires en général.

d) *Orientation de la trajectoire.*

La feuille de *Bulbine annua* présente une symétrie dorsi-ventrale assez accusée et nous avons essayé de repérer l'orientation de ce plan de symétrie par rapport à la trajectoire décrite par le sommet. Nous avons constaté, au cours du mouvement révolutif, que le plan de symétrie de la feuille est sensiblement parallèle au grand axe de l'ellipse de la trajectoire (fig. 81) : la vitesse est donc minimum lorsque les faces dorsales et ventrales de la feuille sont atteintes par la convexité (zone de croissance maximum). Il semble donc, que dans le cas du *Bulbine annua*, on peut admettre qu'il existe une relation entre la dorsi-ventralité de la feuille et les caractères des différentes phases de leur révolution.

C. — Essai d'interprétation et discussion

Si on a pu donner des interprétations plus ou moins hypothétiques pour tenter d'expliquer le mouvement révolutif des tiges volubiles et des vrilles, il semble que les mouvements spontanés des feuilles soient encore plus complexes à élucider. DARWIN pensait déjà, à la fin du siècle dernier, que la circumnutation est une manifestation de la croissance inégale de l'organe en mouvement. Les premières tentatives d'interprétation du mouvement des feuilles de Monocotylédones et plus particulièrement des coléoptiles de Graminées sont dues à ARNAL. D'après cet auteur, le mouvement révolutif des coléoptiles de Blé résulte d'une croissance rythmée provoquée par des variations périodiques d'activité auxinique. La région apicale des coléoptiles produit périodiquement des auxines parce qu'il existerait un phénomène de relaxation entre l'arrivée ou la formation d'un « précurseur » d'auxines et sa transformation en auxine. Cette hypothèse permet, selon son auteur, d'expliquer la croissance lente du coléoptile au début de son développement et l'absence de mouvement. La théorie d'Arnal paraît dans une certaine mesure assez séduisante : la nutation serait la conséquence directe d'un phénomène de relaxation concernant la production d'auxines par le sommet du coléoptile. Cependant cette interprétation paraît difficile à concilier avec les résultats obtenus par JOERRENS (1959), qui, en remplaçant la région apicale du coléoptile par une pâte contenant 0,2 % d'acide indolyl-acétique n'a pas observé d'interruption dans le mouvement. Cette expérience tendrait à démontrer que les tissus du coléoptile en voie d'allongement sont capables de jouer un rôle moteur dans le déterminisme de la nutation. D'après BAILLAUD (1962), le rôle moteur des tissus ne doit pas être mésestimé et cet auteur pense qu'il pourrait exister un rythme autonome de sensibilité aux auxines qui aurait son siège par exemple dans les tissus en voie d'allongement. La théorie d'Arnal est en partie incompatible avec les résultats expérimentaux de JOERRENS et, selon BAILLAUD, elle ne peut à elle seule permettre d'expliquer les caractères du mouvement. Il semble cependant que l'on puisse admettre que les mouvements des coléoptiles proviennent d'un ensemble complexe de phénomènes parmi lesquels la croissance, les substances auxiniques produites par l'apex et les oscillations de relaxation joueraient un rôle important, auquel il faudrait ajouter sans doute un rôle moteur propre aux tissus en voie de développement.

Nous nous sommes demandé dans quelle mesure une telle interprétation pouvait s'appliquer aux mouvements de la première feuille du *Bulbine annua*. Cette première feuille, par sa position, par sa forme en doigt de gant autour des ébauches des feuilles suivantes, par sa structure anatomique nettement dorsi-ventrale, présente beaucoup d'analogie avec le coléoptile des Graminées et il paraît possible d'admettre que la première feuille de certaines Liliacées puisse être considérée comme l'homologue des coléoptiles (cf. Première Partie, Chap. I). Les phénomènes de courbure observés pendant la nutation peuvent s'expliquer par des inégalités de croissance des faces dorsale et ventrale de la feuille, provo-

quées par exemple par un rythme autonome de sensibilité aux auxines dans les tissus des différentes faces et par une production périodique d'auxine par la région apicale.

Les caractères du mouvement de la première feuille du *Bulbine annua* sont d'autre part tout à fait comparables à ceux observés chez les vrilles et un rapprochement entre les deux phénomènes ne semble pas impossible. Le mouvement se manifeste dans les deux cas chez des organes en voie de croissance active, ce qui paraît indiquer qu'il s'agit bien d'un phénomène de croissance, qui trouve son origine sans doute dans des facteurs chimiques qui n'ont pas été identifiés jusqu'à présent. D'après BAILLAUD (1962), le mouvement des vrilles n'a pas encore été suffisamment étudié et il remarque, en particulier, que l'orientation de la trajectoire n'a pas été déterminée avec précision. Pour ce même auteur, dans l'état actuel de nos connaissances, deux théories pourraient être retenues pour tenter d'expliquer le mouvement des vrilles : la théorie de l'autonomie de WORTMANN (1887) et la théorie de l'hypercourbure de GRADMANN (1921). WORTMANN considère que le maximum d'allongement se déplace autour de l'organe de manière autonome par rapport à la pesanteur ; cette conception a d'ailleurs été adoptée également par A. TRONCHET (1960*d*) qui pense que le mouvement révolutif des vrilles, qui se poursuit même dans des conditions uniformes, est « une manifestation de nature endogène sans doute inscrite dans la constitution génétique » de la plante ; « la mise en marche et le déroulement régulier du processus rythmé d'élongation polarisé latéralement » comporte « le passage périodique de chaque génératrice par une phase d'intensification maximale de la croissance longitudinale ». La théorie de l'hypercourbure de GRADMANN a été exposée en détail par BAILLAUD (1962) et nous nous contenterons de la rappeler brièvement. Les vrilles jeunes sont très excitables ; une stimulation faible provoque une réaction suivie d'un mouvement qui entraîne la vrille par hypercourbure au-delà de sa position d'équilibre ; elle se courbe en sens opposé et reçoit alors une excitation de sens contraire et ainsi de suite. Les excitations peuvent être d'origine interne et les oscillations déclenchées sont auto-entretenues et ne s'amortissent pas. D'après BAILLAUD (1962) ces deux théories ne se contredisent pas et pourraient permettre d'expliquer le mouvement des vrilles ; une telle explication pourrait également être proposée pour les organes foliaires en général. On sait d'autre part que l'application d'acide gibbérellique sur certaines plantes provoque une augmentation du taux de croissance accompagnée de mouvements importants des feuilles alors que chez les témoins, les mouvements sont faibles ou nuls. Ces mouvements foliaires induits par l'acide gibbérellique ont sensiblement les mêmes caractères que ceux des vrilles. On peut donc penser que l'acide gibbérellique est capable d'apporter dans certains cas le stimulus nécessaire à la mise en marche du mouvement. Il serait donc raisonnable de se demander si des plantes comme le *Bulbine annua* dont les feuilles en voie de croissance présentent spontanément des mouvements du type vrille ne possèdent pas intrinsèquemment des substances du type gibbérellique. Nous ne pouvons pas actuellement répondre à cette question car il serait nécessaire de rechercher par une analyse biochimique si de telles substances existent réellement dans les jeunes feuilles de *Bulbine annua*. Cependant nous serions tenté de le penser, car des applications d'acide gibbérellique à des doses qui provoquent chez d'autres espèces des réactions assez importantes, ne donnent, pour le *Bulbine annua*, aucun changement du taux de croissance (cf. Deuxième Partie, Chap. V).

CONCLUSION

La première feuille de *Bulbine annua* présente au cours de son développement des mouvements révolutifs dont les caractères sont tout à fait comparables à ceux des vrilles : forme elliptique de la trajectoire, alternance régulière de quatre phases d'accélération et de ralentissement par révolution. Alors que la forme et l'orientation de la trajectoire décrite par les coléoptiles de Blé sont variables, il semble que dans le cas du *Bulbine annua*, le grand diamètre de la trajectoire est sensiblement parallèle au plan de symétrie de la feuille et de la plantule. Ce mouvement spontané est sans doute le résultat d'une croissance inégale des différents secteurs de la feuille qui pourrait trouver son origine dans des facteurs auxiniques ou gibbérelliques, à moins que, comme pour les vrilles, on soit en présence d'un rythme autonome de l'allongement des différentes génératrices ou que l'hypercourbure joue un rôle dans le déterminisme de cette nutation.

CHAPITRE XVII

MORPHOLOGIE ET ANATOMIE DES TIGES VOLUBILES DE L'*ASPARAGUS MEDEOLOIDES*. COMPARAISON AVEC LA STRUCTURE DES TIGES NON VOLUBILES

L'*Asparagus medeoloides* présente des tiges principales qui ont une croissance relativement brève (cf. Deuxième Partie, Chap. IV). DARWIN mentionne à ce propos que chez les *Asparagus*, le volubilisme n'affecte que les tiges principales ; nous n'avons observé chez l'*Asparagus medeoloides* que très peu de tiges principales animées de mouvements révolutifs. Au contraire, les rameaux secondaires ont généralement une croissance très active et présentent des mouvements de nutation importants. Ces ramifications peuvent atteindre une grande longueur (1 ou 2 m par exemple), elles s'enroulent autour des tuteurs et leur aspect est très différent de celui des tiges non volubiles. Nous nous proposons dans ce chapitre d'étudier plus particulièrement la morphologie et l'anatomie de ces deux sortes de tiges.

Avant d'exposer nos résultats, nous allons passer rapidement en revue les travaux qui donnent des descriptions des portions volubiles des plantes grimpantes.

A. — Historique rapide

L'aspect très particulier des tiges volubiles a depuis longtemps attirer l'attention des chercheurs. BAILLAUD (1957 et 1962) a fait un exposé très détaillé des travaux antérieurs et nous nous bornerons ici à rappeler les caractères les plus importants. Tous les auteurs s'accordent pour dire que la conformation spéciale de l'extrémité des tiges volubiles est due au fait que le développement des feuilles s'effectue après l'allongement des entre-nœuds ; ce caractère est d'ailleurs commun à des plantes appartenant à des familles très éloignées les unes des autres au point de vue systématique.

Pour définir l'aspect des pousses volubiles, MAIGE (1900) emploie le terme de « bourgeon dissocié » (terme qui, d'après BAILLAUD, serait critiquable). TROLL (1937) montre que la comparaison des extrémités des tiges volubiles et non volubiles fait ressortir une plus grande précocité de l'allongement des entre-nœuds et un retard dans l'épanouissement des feuilles dans la région mobile, dans le « flagelle » (1) ; il introduit à ce propos la notion d'étiolement autonome en suggérant qu'il s'agirait peut-être d'un type spécial d'insensibilité à la lumière. On a montré également qu'il existe une grande similitude dans la forme des feuilles des plantes grimpantes appartenant à des familles très éloignées par leur position systématique, telles que les Convolvulacées (Dicotylédones) et les Dioscoréacées (Monocotylédones) par exemple. La différenciation des pièces foliaires peut aussi contribuer à donner aux « flagelles » leur aspect : cette différenciation est souvent « basiplaste », elle va du sommet vers la base et de ce fait la base des feuilles se développe plus tardivement ; le sommet de la feuille qui apparaît tout d'abord est généralement étroit, on l'appelle « précurseur » et il contribue à donner à l'extrémité des tiges des plantes grimpantes leur aspect particulier.

Tous ces caractères de même que le polymorphisme des rameaux et des feuilles des plantes grimpantes, ont surtout été observés et étudiés chez des espèces appartenant aux Dicotylédones. Parmi les travaux portant sur les Monocotylédones, il faut citer ceux de KOCH (1893) sur le *Smilax rotundifolia* et le *Tamus communis*, ceux de MIEGE (1950, 1952) sur les *Dioscorea*, ceux de BURKILL (1944) sur les articulations foliaires du *Tamus* et des *Dioscorea* ; enfin BAILLAUD (1957) donne une description succincte du *Bowiea volubilis* et des pousses volubiles du *Dioscorea batatas*. Les recherches concernant la morphologie des tiges volubiles des Monocotylédones sont donc relativement peu nombreuses ; ce manque d'observations peut s'expliquer en partie par le fait que les espèces volubiles sont moins nombreuses que chez les Dicotylédones, où l'on trouve des familles comme les Asclépiadacées, les Convolvulacées, les Apocynacées, dont la plupart des représentants sont volubiles. Chez les Monocotylédones, en dehors des Dioscoréacées, les autres familles ne comptent que quelques genres présentant des mouvements révolutifs.

En ce qui concerne la structure anatomique des tiges volubiles, on trouve beaucoup de renseignements dans les ouvrages d'anatomie classiques : SOLEREDER (1898, 1908), METCALFE et CHALK (1950), ESAU (1953), BOUREAU (1954, 1956, 1957) mais la plupart des descriptions concernent des parties adultes. A côté de l'anatomie systématique il faut faire une place à l'anatomie physiologique et écologique. Dans ce domaine nous citerons pour mémoire les recherches qui ont porté sur les structures « anomales » des lianes (GAUDICHAUD 1836, 1841 ; MÜLLER 1866, 1867, 1870, 1882 à 1883 ; NÄGELI 1864 ; RADLKOFEN 1875 ; SCHENCK 1892, 1893 *a* et *b*, 1895, 1912 ; HABERLANDT 1924 et Mlle OBATON 1957).

Nous insisterons plus spécialement sur la structure normale des tiges des plantes grimpantes ; EAMES et MacDANIELS (1951), par exemple, distinguent deux types principaux de structure de tiges volubiles : les unes présentent un système vasculaire continu, les autres ont des faisceaux isolés. Dans ce deuxième type, un cambium interfasciculaire peut exister dans certaines espèces et donner seulement du parenchyme ligneux cellulosique ou lignifié entre les formations vasculaires.

D'autres auteurs WESTERMAIER et AMBRONN (1881), BOWMANN (1914), et surtout Mlle ROSKAM (1924) ont étudié la

(1) « Flagelle » (en allemand Suchspross) : région d'une tige qui est apte à manifester des mouvements révolutifs.

structure des plantes grimpantes en la comparant à celle des espèces voisines non grimpantes ; ils ont pu ainsi montrer que les tiges des plantes grimpantes ont des éléments conducteurs de plus grand calibre et que les tissus de soutien (sclérenchyme, fibres, parenchyme ligneux) sont moins développés. Ces tiges sont souples et plus résistantes à la traction que les tiges des espèces voisines. En comparant la structure anatomique de la portion mobile de tiges volubiles appartenant à des groupes systématiques très éloignés, BAILLAUD (1957) a remarqué la présence constante de quatre régions histologiques continues autour de l'axe de la tige et situées près de la périphérie : épiderme, parenchyme cortical, assise amylifère, zone cambiale ou procambiale ; cet auteur a étudié un certain nombre de Dicotylédones et seulement deux Monocotylédones : une Liliacée, le *Bowiea volubilis*, et une Dioscoréacée : le *Dioscorea batatas ;* il ne donne cependant aucun dessin de ses observations et se contente de décrire rapidement les coupes étudiées. Nous avions nous-même (COURTOT 1961) comparer la structure anatomique de la région mobile avec celle d'une partie âgée d'une tige volubile d'*Asparagus medeoloides* et nous avons retrouvé un certain nombre de caractères observés chez d'autres tiges volubiles : retard dans la lignification des tissus vasculaires, des tissus de soutien du cylindre central, présence d'une assise amylifère bien différenciée. Cette dernière pourrait jouer un rôle important dans le mouvement révolutif, les amyloplastes étant susceptibles, par leur mobilité, de se comporter comme statolithes.

Il y a lieu de souligner que ces caractères concernant la morphologie et l'anatomie des plantes spontanément volubiles ont été retrouvés chez des plantes normalement dressées que l'on a soumises au traitement gibbérellique. Les individus traités conservent leur port dressé, sans devenir grimpants, mais présentent des mouvements révolutifs caractéristiques : c'est le cas, par exemple, pour le *Zinnia elegans* (PERNEY 1959 ; TRONCHET A., TRONCHET J. et J.P. PERNEY 1960 *a* et *b*). Enfin MONNIER et BAILLAUD (1960) ont pu également observer ces mêmes caractères chez un *Phaseolus vulgaris* nain, rendu volubile par traitement gibbérellique.

Il faut citer également les recherches de PERNEY (1962) sur les frondes de *Lygodium japonicum ;* cet auteur retrouve chez cette espèce les caractères habituels des plantes volubiles phanérogamiques : faible degré de lignification des régions mobiles et calibre relativement élevé des éléments conducteurs, mais il n'a pas observé d'assise amylifère.

En résumé, les recherches anatomiques sur la région mobile des tiges volubiles sont relativement peu nombreuses et, à notre connaissance, les Monocotylédones ont été le plus souvent délaissées par les auteurs.

B. — **Recherches personnelles**

a. — MORPHOLOGIE

Les tiges volubiles de l'*Asparagus medeoloides* que nous avons pu observer sont, à de rares exceptions près, des rameaux secondaires. Ces pousses volubiles prennent naissance sur les tiges principales à des niveaux variés ou à la base, sur le nœud cotylédonaire.

Une première différence concerne la croissance et la longueur totale des deux sortes de tiges ; les tiges principales (dressées) ont une longueur relativement courte : elles mesurent de 15 à 20 cm par exemple, tandis que la longueur des tiges volubiles est beaucoup plus grande et peut atteindre dans nos conditions d'expériences 1 m, 1,50 m ou même 2 m.

Pour comparer plus efficacement les deux sortes d'organes, nous avons étudié une tige principale et une de ses ramifications volubiles qui prenait naissance sur un des nœuds inférieurs. Les deux tiges comptaient, au moment de l'observation, le même nombre d'entre-nœuds, la tige principale mesurait une vingtaine de centimètres et la ramification, 40 cm ; nous avons représenté sur la figure 83 les courbes donnant les variations de longueur des entre-nœuds en fonction de leur numéro d'ordre.

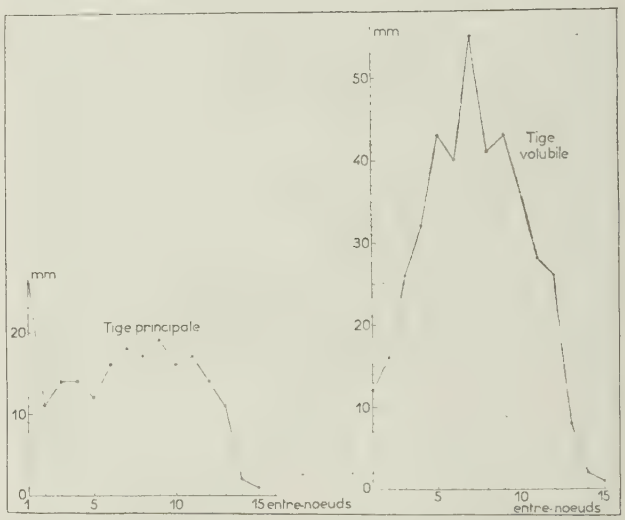


FIG. 83. — Courbes des variations de la longueur des entre-nœuds en fonction de leur numéro d'ordre ; à gauche, tige principale dressée ; à droite, tige volubile.

Alors que pour la tige principale la plupart des entre-nœuds ont des valeurs comprises entre 10 et 20 mm, les entre-nœuds de la ramification volubile mesurent plus de 20 mm, à l'exception des 2 premiers et des 3 derniers. La courbe représentant les entre-nœuds de la pousse volubile montre un maximum très important correspondant aux entre-nœuds de la partie moyenne de la tige : ces entre-nœuds mesurent jusqu'à 55 mm. Nous avons d'ailleurs pu observer des ramifications beaucoup plus grandes qui atteignaient jusqu'à 2 m : ces ramifications comprenaient des entre-nœuds plus nombreux dont la longueur était comprise entre 30 et 60 mm environ.

Les ramifications volubiles de l'*Asparagus medeoloides* se distinguent également des tiges non volubiles par leur aspect. Nous avons vu précédemment que les tiges de l'*Asparagus medeoloides* ont des feuilles très petites, écailleuses, à l'aisselle desquelles

se développent des rameaux aplatis foliacés, les *cladodes*. Ce caractère, constant chez les tiges principales non volubiles se retrouve à la base des rameaux volubiles pour les entre-nœuds inférieurs qui sont courts. Ensuite, les entre-nœuds sont plus longs, et à chaque nœud, à l'aisselle d'une feuille écailleuse se développe non pas un cladode mais un petit rameau légèrement aplati, formé de plusieurs entre-nœuds ; ces rameaux qui sont généralement de petite taille (2 cm à 10 cm environ) portent à l'aisselle de petites feuilles écailleuses des cladodes alternes (fig. 84).

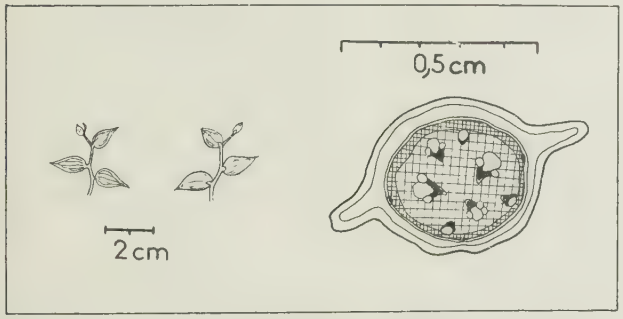


FIG. 84. — A gauche, aspect morphologique des petits rameaux portés par les tiges volubiles ; à droite, schéma de la coupe transversale effectuée dans un de ces rameaux.

Nous avons pensé à première vue que l'aspect aplati de ces petits rameaux, qui n'existent que sur les ramifications volubiles, était dû à une structure particulière des tiges et nous avons effectué des coupes transversales à la base de ces ramifications (fig. 84 et 85) ; l'examen des coupes montre que l'aspect aplati de ces rameaux est dû à la présence de deux petites expansions latérales qui n'affectent que l'épiderme et le parenchyme cortical ; l'assise amylifère, lignifiée, est circulaire, de même que le cylindre central et la disposition des faisceaux libéro-ligneux est sensiblement la même que dans les autres tiges.

Plus haut la pousse volubile porte encore à chaque nœud des rameaux qui sont très petits, et les entre-nœuds deviennent de plus en plus courts. La figure 86 montre les régions terminales des deux sortes de tiges (dressée et volubile). Pour la tige principale, les feuilles et les cladodes sont bien développés et largement écartés de la tige. Pour la tige volubile, dans toute la région mobile les feuilles restent étroitement appliquées vers le haut de même que les cladodes qui se développent très peu. On retrouve donc la morphologie des apex décrite par de nombreux auteurs, mais il semble que ce soit surtout le développement des cladodes qui soit retardé plutôt que celui des feuilles ; chez l'*Asparagus* les feuilles restent toujours petites mais dans les pousses

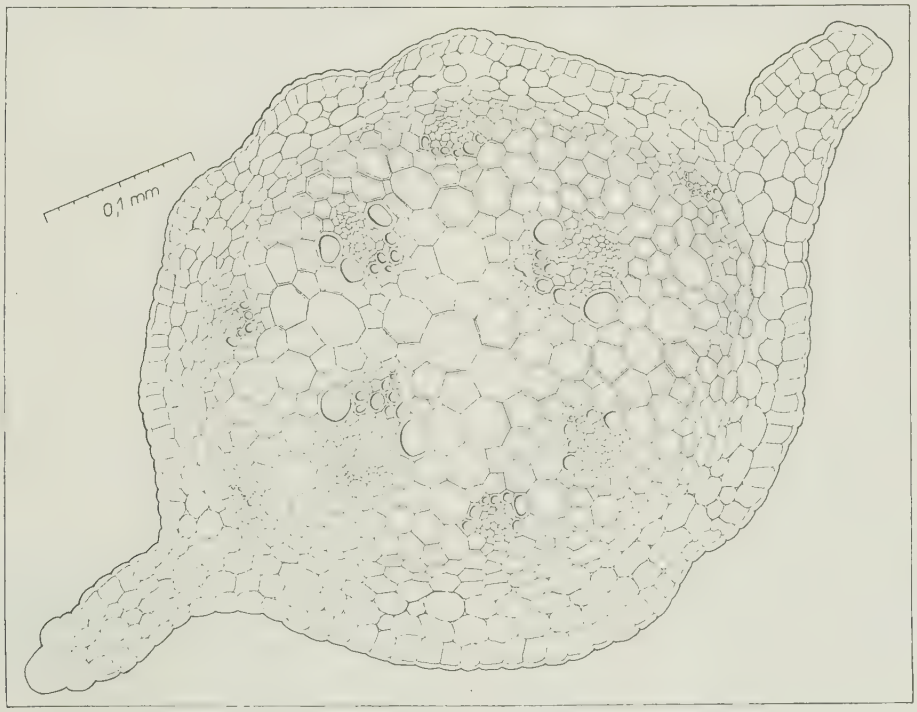


FIG. 85. — Dessin de détail d'une coupe transversale effectuée dans un rameau porté par une tige volubile.

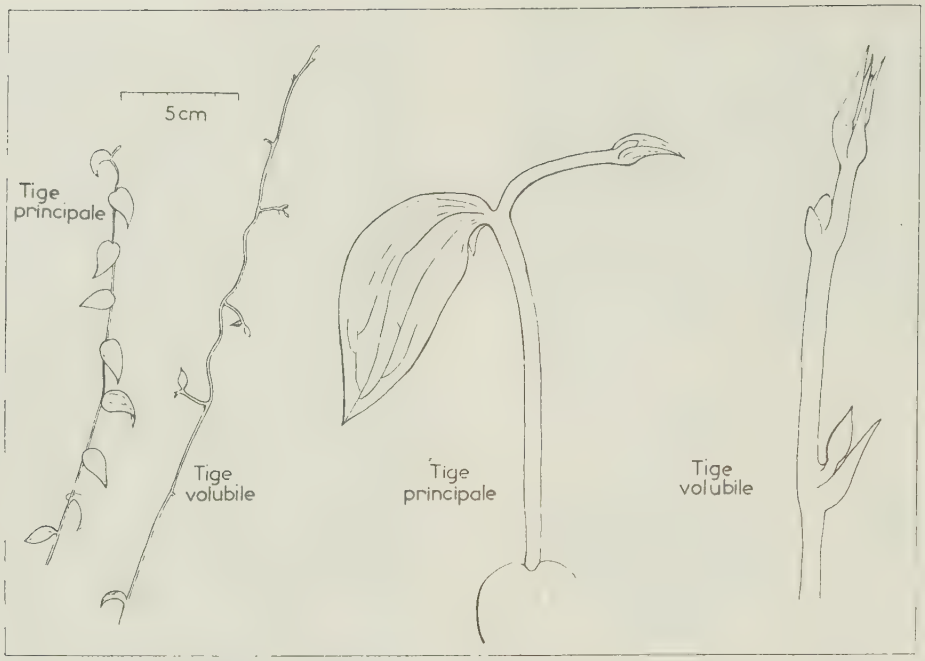


FIG. 86. — Régions terminales des deux sortes de tiges (non volubile et volubile). Les deux dessins de droite sont fortement grossis.

volubiles elles demeurent appliquées contre les tiges. La présence des cladodes dans les pousses volubiles contribuerait à renforcer encore l'aspect du « bourgeon dissocié ».

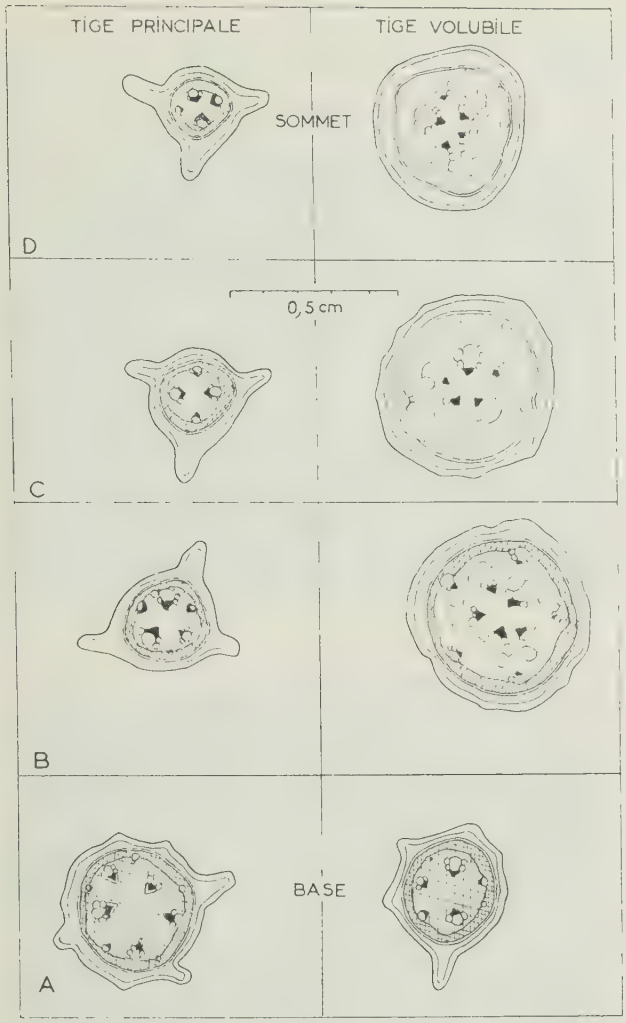
b. — ANATOMIE

Pour faire l'étude anatomique, nous avons effectué des coupes transversales à des niveaux comparables, dans une tige principale, dressée, et dans une de ses ramifications volubiles. La figure 87 donne les schémas de ces différentes coupes (en raison de la réduction des dessins de la figure 83, les petits faisceaux libéro-ligneux de la région externe du cylindre central ne sont pas toujours nettement visibles).

A la base (niveau *A*) les coupes ont été faites dans le milieu du premier entre-nœud ; le diamètre de la ramification volubile est plus petit et la forme de la section est un peu différente ; la tige volubile n'a que huit faisceaux libéro-ligneux alors que la tige principale en a 11 ; dans les deux cas le cylindre central et l'assise amylifère sont entièrement lignifiés. A la base, les différences entre les deux tiges ne sont pas très marquées mais il faut noter qu'à ce niveau, même pour la tige volubile, nous n'avons pas affaire à une région animée de mouvements révolutifs.

Le niveau *B* correspond au troisième entre-nœud au-dessous de l'apex c'est-à-dire que la coupe est pratiquée dans la région mobile de la ramification volubile ; la forme et le diamètre des deux coupes sont très différents : la tige volubile a un diamètre presque double de celui de la tige principale, elle est à peu près circulaire alors que la tige principale présente trois expansions latérales formées par l'épiderme et le parenchyme cortical. Les différences les plus nettes concernent la lignification et la vascularisation du cylindre central ; dans la tige principale, il est entièrement lignifié ainsi que l'assise amylifère et n'a que huit faisceaux libéro-ligneux ; dans la pousse volubile la lignification se limite à la partie externe du cylindre central, l'assise amylifère est cellulosique et renferme des grains d'amidon ; les faisceaux libéro-ligneux sont plus nombreux (10) et beaucoup plus développés : les vaisseaux ligneux « périphériques » ne sont pas lignifiés et ils ont un calibre plus grand que celui des vaisseaux de la tige principale : les massifs libériens sont aussi beaucoup plus développés.

Au niveau *C*, les coupes ont été effectuées dans l'avant-dernier entre-nœud. Les différences sont encore plus marquées : le diamètre de la ramification volubile est le double de celui de la tige principale. Les faisceaux sont plus nombreux : six faisceaux libéro-ligneux développés et neuf massifs de procambium à la périphérie du cylindre central ; la tige principale n'a, à ce niveau, que six faisceaux. La figure 88 donne



un dessin de détail d'une portion de ces deux tiges et on remarque nettement les différences : seuls les premiers vaisseaux superposés sont lignifiés dans les faisceaux internes de la pousse volubile et si la différenciation des éléments ligneux périphériques a eu lieu, elle ne s'accompagne pas d'une lignification.

Les faisceaux externes de la tige volubile sont réduits à des massifs de procambium sans différenciation de vaisseaux de bois ; le cylindre central est constitué uniquement par du parenchyme alors que dans la tige principale les premières assises sont lignifiées. Enfin l'assise amylifère est cellulosique et riche en grains d'amidon, alors qu'elle est lignifiée dans la tige principale.

Nous avons voulu essayer de chiffrer les différences relevées au niveau *C* pour les dimensions des vaisseaux ligneux. La plupart des vaisseaux étant de forme plus ou moins elliptique en coupe transversale nous avons mesuré sur un dessin fait à la chambre claire (fig. 88) les diamètres de ces vaisseaux et nous avons ramené aux dimensions réelles en tenant compte du grossissement du microscope.

FIG. 87. — Schémas des coupes transversales effectuées à des niveaux comparables dans une tige principale non volubile et dans une de ses ramifications volubiles.

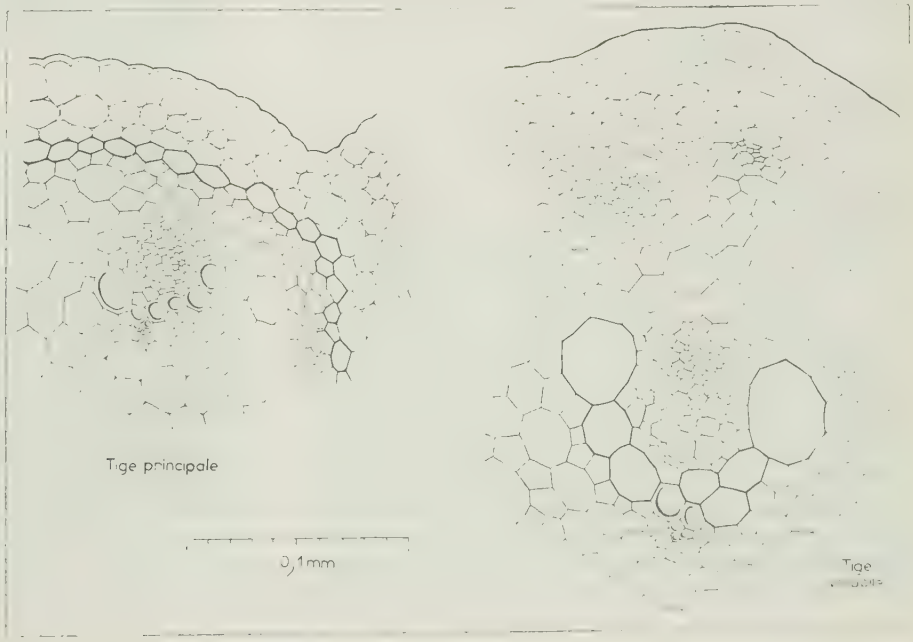


FIG. 88. — Dessin de détail d'une portion de deux tiges : à gauche, tige principale non volubile ; à droite, tige volubile ; l'assise amylifère a été hachurée.

Tableau V

Tige principale		Pousse volubile	
Petit diamètre en μ	Grand diamètre en μ	Petit diamètre en μ	Grand diamètre en μ
17	21	34	47
12	14	34	38
10	12	21	21
9	10	19	25
8	10	17	25
7	8	15	17
3	5	17	21
4	4	15	17
2	4	15	17
		5	5
		4	6
		2	4

Nous voyons immédiatement, en comparant les données de ce Tableau, que les dimensions des vaisseaux ligneux de la pousse volubile sont à peu près deux fois plus grandes que celles de la tige principale, tout au moins pour les éléments les plus gros ; on remarque également que les vaisseaux sont plus nombreux. D'autre part si on fait la moyenne des petits et grands diamètres pour les deux sortes de tiges, on arrive à un résultat assez remarquable : le calibre moyen d'un vaisseau d'une pousse volubile est de 19,8 μ sur 16 μ alors qu'il n'est que de 9,6 μ sur 7,8 μ pour une tige non volubile. Nous avons essayé d'étendre les résultats aux faisceaux libériens en mesurant sur un dessin à la chambre claire leurs dimensions approximatives. Pour la tige volubile le liber s'étend sur une surface qui mesure 68 μ sur 55 μ tandis que pour la tige principale ses dimensions sont de 34 μ sur 29 μ.

A ce niveau, nous avons également remarqué des différences cytologiques importantes : toutes nos coupes ont été traitées de la même manière : elles ont subi le même temps de javellisation avant la double coloration (carmin aluné, vert d'iode). Pour les tiges principales, les contenus cellulaires ont généralement disparu, alors que la plupart des cellules des tissus vivants de la tige volubile renferment encore des contenus abondants. Ce caractère apparaît nettement sur les photos (fig. 89, 90 et 91).

Sur la figure 89 de la tige principale, les cellules sont généralement vides tandis que sur les figures 90 et 91, représentant des portions de la pousse volubile, les contenus cellulaires sont abondants dans le parenchyme cortical chlorophyllien, dans le parenchyme du cylindre central, dans le liber, et surtout dans les massifs de procambium. Au niveau du liber, il semble que les contenus cellulaires sont plus spécialement localisés dans le parenchyme libérien et les cellules compagnes que dans les tubes criblés. Enfin sur les photos de la pousse volubile (fig. 90 et 91), l'assise

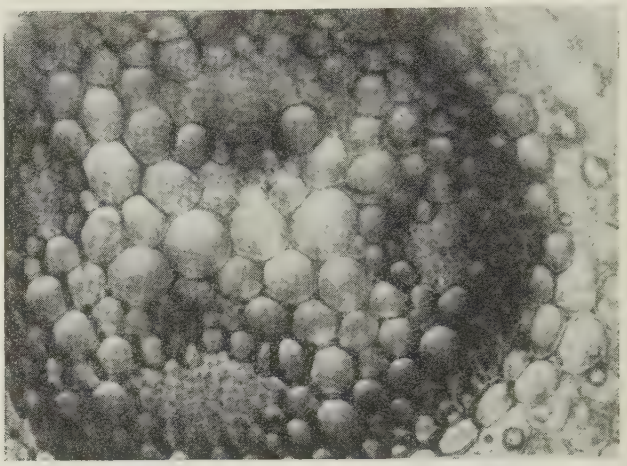


Fig. 89. — Photo d'une section transversale effectuée dans une tige principale non volubile.

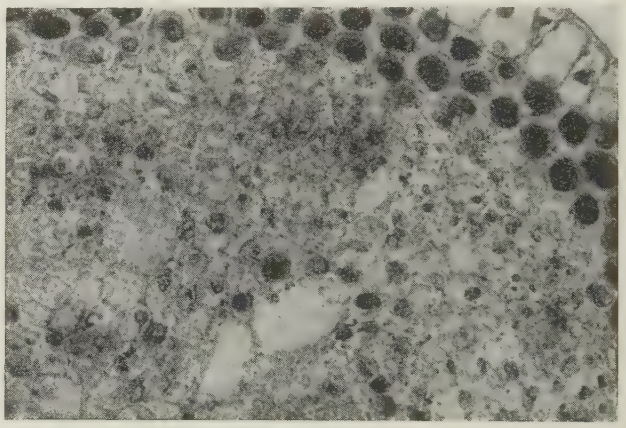


Fig. 90

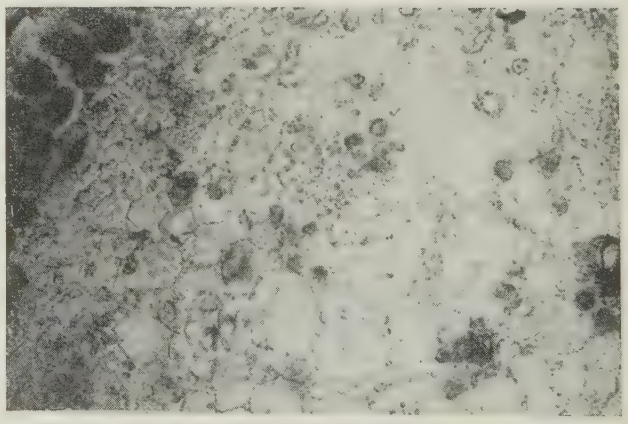


Fig. 91

Fig. 90 et 91. — Photos d'une coupe transversale effectuée dans une tige volubile (niveau *C* fig. 87).

amylifère est bien reconnaissable grâce aux nombreux grains d'amidon.

Pour le dernier entre-nœud situé immédiatement sous l'apex (niveau *D*), les différences observées au niveau *C* se retrouvent ; elles concernent la lignification, le nombre des faisceaux et le calibre de la coupe ; la tige principale a toujours six faisceaux tandis que la tige volubile a cinq faisceaux libéro-ligneux et huit cordons de procambium, l'assise amylifère est très riche en amidon et les contenus cellulaires sont très abondants comme au niveau *C*.

c. — Essai d'interprétation

En étudiant la structure des tiges de l'*Asparagus medeoloides*, nous nous proposions de tenter de mettre en évidence des caractères particuliers qui pourraient dans une certaine mesure, apporter quelques lumières sur le déterminisme du mouvement révolutif.

Comme le signale Baillaud (1957, 1962), les plantes volubiles constituent un groupe hétérogène à la fois du point de vue des types biologiques de Raunkiaer (1905) et du point de vue systématique. En dépit de cette diversité apparente, on retrouve cependant chez les tiges appartenant aux groupes les plus divers des caractères communs : les observations que nous avons faites sur l'*Asparagus medeoloides* semblent apporter de nouveaux arguments en faveur de la généralité de ces caractères.

L'étude morphologique de l'*Asparagus medeoloides*, montre l'existence de deux sortes de tiges : les unes dressées et les autres volubiles. Ce fait a été observé pour d'autres espèces : le *Convolvulus sepium* par exemple (Royer 1881 ; Lagrège-Fossat 1885 ; G. de Saint-Pierre 1955 ; Baillaud 1957 ; Tronchet J. 1959-1960) a des rameaux volubiles, florifères et des stolons stériles. Les tiges volubiles de l'*Asparagus medeoloides* ont une croissance active qui se manifeste par des entre-nœuds plus longs ; l'allongement des entre-nœuds dans la région mobile se fait plus rapidement que le développement des feuilles et des cladodes. La présence des cladodes dans cette espèce qui aurait pu donner une allure différente au « flagelle » tend au contraire à renforcer encore son aspect « dissocié ». Baillaud (1957) rappelle la thèse darwinienne de l'évolution chez les plantes grimpantes « qui suppose que le mode de vie particulier de ces végétaux leur confère quelques avantages dans la compétition biologique ». Ces plantes toutes caractérisées par une croissance active et un faible développement de leurs appendices latéraux (organes foliaires, cladodes) ont sans doute plus de facilité pour décrire des mouvements d'exploration amples qui leur permettent de s'enrouler autour des tuteurs. Cette croissance intense des pousses volubiles résulte certainement d'une activité auxinique importante qui ne peut cependant à elle seule permettre d'interpréter le mouvement révolutif.

Beaucoup d'auteurs s'accordent pour penser que la nutation est due à un phénomène polarisé latéralement dont nous ignorons encore la nature exacte et la localisation. Baillaud (1957) avait d'abord envisagé que ce phénomène, apparemment de croissance, pouvait être localisé dans un tissu méristématique tel qu'un cambium. Le fait que des plantes monocotylédones (Dioscoréacées, Liliacées) à structure typiquement primaire et à faisceaux isolés soient volubiles élimine partiellement cette hypothèse ; il a conduit son auteur à penser que « la source de l'activité révolutive doit se situer dans l'épiderme, le parenchyme cortical et l'assise amylifère » qui sont des tissus généralement continus, ceci tout en admettant que les zones cambiales ou procambiales peuvent jouer un rôle. L'assise amylifère, dont Haberlandt a cherché à démontrer le rôle de perception de la direction de la pesanteur (sensibilité statolithique) dans les organes géotropiques, pourrait être à l'origine de la nutation. Sa présence a été observée dans les régions mobiles d'un certain nombre d'espèces volubiles, mais le *Bowiea volubilis* par exemple en est dépourvu. Pour Baillaud, les mouvements révolutifs d'un type spécial (variabilité du sens de la trajectoire, sensibilité phototropique) présentés par cette espèce, pourraient s'interpréter justement par l'absence de l'assise amylifère. Pour notre part, nous avons pensé (Courtot 1961) que l'assise amylifère bien caractérisée dans les « flagelles » de l'*Asparagus medeoloides* devait jouer un rôle important dans le mouvement, en particulier par la localisation des amyloplastes dans les cellules. Les recherches de Baillaud sur ce point sont négatives pour d'autres espèces. Enfin, la présence d'une assise amylifère bien différenciée n'est pas uniquement le privilège des organes volubiles ; on retrouve ce caractère dans les portions jeunes de beaucoup de tiges d'espèces non grimpantes. Il nous paraît donc difficile, dans l'état actuel de nos connaissances, d'affirmer que l'assise amylifère, qui existe dans beaucoup d'organes volubiles, joue à elle seule un rôle essentiel dans le déterminisme du mouvement.

Par contre, tous les auteurs s'accordent pour signaler la structure particulière du système libéro-ligneux des organes volubiles : les faisceaux sont très développés et les vaisseaux conducteurs (vaisseaux ligneux et tubes criblés) sont toujours d'un calibre plus grand que celui des espèces voisines ou même que celui des organes non volubiles de la même plante. Chez toutes les espèces étudiées, la lignification des éléments ligneux et des tissus de soutien est très faible. Toutes ces particularités se trouvent chez l'*Asparagus medeo-*

loides, où les faisceaux externes du cylindre central sont réduits à des massifs de procambium. Doit-on voir dans ce fait une cause du mouvement ou plutôt une adaptation au port grimpant ? Nous serions tenté pour notre part de donner une interprétation darwinienne de ces caractères.

Les différences cytologiques que nous avons observées dans les deux sortes de tiges de l'*Asparagus medeoloides* nous paraissent avoir une certaine importance et une étude approfondie des constituants cellulaires serait sans doute nécessaire. Dans les tiges volubiles, après javellisation, les contenus cellulaires sont toujours abondants dans les cellules des parenchymes (parenchyme chlorophyllien, parenchyme libérien, cellules compagnes et parenchyme du cylindre central), alors qu'ils ont disparu à des niveaux comparables de la tige non volubile. Ce fait tendrait à montrer que dans les organes volubiles, les cellules parenchymateuses conservent un contenu plus dense et ont une activité cytoplasmique importante. Il semble ainsi que c'est au niveau de ces cellules que le phénomène polarisé latéralement pourrait trouver son origine.

Une étude biochimique des flagelles, comme celle qui fut faite pour d'autres espèces par J. TRONCHET (1960 *a*, *b*, *c*, *d*, *f* ; 1961 *a*, *b*, *d* ; 1962), pourrait sans doute apporter de nouveaux éléments.

Parmi tous les essais d'interprétation qui ont été proposés, aucun n'est pleinement satisfaisant, mais nous pensons néanmoins avec BAILLAUD (1957) qu'une étude cytologique « des manifestations éventuelles de la polarité latérale » dans les parenchymes des régions mobiles devrait apporter quelques progrès dans la connaissance du déterminisme de la nutation.

CONCLUSION

En faisant l'étude de la morphologie des tiges de l'*Asparagus medeoloides*, nous avons retrouvé chez cette espèce un certain nombre de caractères observés jusqu'alors surtout chez les Dicotylédones : croissance active, entre-nœuds plus longs, développement retardé des feuilles et des cladodes, par rapport à l'allongement intercalaire dans le flagelle.

L'étude anatomique nous a montré la présence d'une assise amylifère cellulosique dans les régions mobiles jeunes, et entièrement lignifiée dans les parties âgées (immobiles) ou dans les tiges non volubiles. Le rôle de cette assise reste à notre avis hypothétique. L'étude histologique montre la présence d'un plus grand nombre de faisceaux libéro-ligneux dont les éléments conducteurs plus nombreux (vaisseaux ligneux et tubes criblés) ont un calibre généralement double de celui des tiges dressées ; dans le flagelle, on observe également un retard très net de la lignification des éléments ligneux et l'absence de tissus de soutien différenciés. Enfin, dans les portions volubiles, il semble que les parenchymes soient le siège d'une activité cytoplasmique particulière qui pourrait avoir un rôle déterminant dans la nutation.

CHAPITRE XVIII

LES MOUVEMENTS RÉVOLUTIFS DE LA TIGE DE L'*ASPARAGUS MEDEOLOIDES*

Chez les Monocotylédones, certaines familles comme les Dioscoréacées se composent essentiellement d'espèces grimpantes qui ont fait l'objet de recherches nombreuses et approfondies (PRAIN et BURKILL 1918, KNUTH 1921, JACQUES-FÉLIX 1947, BAILLAUD 1957). Les Liliacées par contre présentent relativement peu d'espèces volubiles et on ne possède que des renseignements fragmentaires sur leurs mouvements. Dans ce chapitre, notre but est d'étudier les caractères morphologiques du mouvement des tiges de l'*Asparagus medeoloides* et de voir s'il est possible de les rapprocher de ceux observés chez d'autres espèces.

A. — Historique

Parmi les auteurs qui ont étudié les mouvements des tiges des Liliacées, il y a lieu tout d'abord de mentionner les observations de DARWIN (1877 et 1882). Cet auteur donne des renseignements sur le sens et la période de quelques espèces : *Ruscus androgynus*, *Lapageria rosea* et divers *Asparagus*. D'après DARWIN, les tiges d'*Asparagus* se déplacent « en sens inverse

du soleil » et le volubilisme n'affecte que les axes principaux. Van TIEGHEM en 1884, dans son *Traité de Botanique*, signale que les *Asparagus* sont volubiles à droite. Il faut citer ensuite les recherches de RAWITSCHER (1930) sur l'*Asparagus plumosus* et celles de BAILLAUD (1957) sur des tiges de l'*Eustrephus latifolius* et du *Bowiea volubilis* qui donnent des renseignements précis et détaillés sur la durée de la période, le sens de la trajectoire et sur les variations des grandeurs caractéristiques du mouvement révolutif.

L'*Eustrephus latifolius* a un mouvement révolutif de sens négatif comme le *Lapageria rosea* qui est une espèce voisine ; au cours d'une période, il y a approximativement deux maximums et deux minimums de la vitesse plus ou moins liés à des variations parallèles de la cote de hauteur. Le *Bowiea volubilis* a par contre un mouvement plus irrégulier caractérisé par la variabilité du sens de sa révolution ; la hauteur de l'apex présente une valeur maximum et une valeur minimum par révolution ; la vitesse assez irrégulière tend à varier avec la hauteur et le rayon efficient est, d'après BAILLAUD, maximum au minimum de hauteur et inversement.

Ces renseignements plus ou moins contradictoires sur le sens du mouvement des quelques Liliacées étudiées nous conduisent à dire quelques mots sur le sens du mouvement en général. D'après le sens de l'enroulement il est classique de distinguer trois catégories de tiges volubiles : les dextrorses, les sinistrorses et celles à sens variable. La variabilité du sens s'observe souvent chez les vrilles et les organes foliaires (DARWIN 1877, TRONCHET J. 1954), de même que chez les jeunes semis (DARWIN 1882). Chez les tiges volubiles, au contraire, ce phénomène est relativement peu fréquent ; NOLL (1896 cité par BIETZ) signale seulement 10 genres à enroulement de sens variable sur 96 genres étudiés, soit une proportion d'environ 10 % ; BAILLAUD (1957) trouve un pourcentage encore plus faible : 8 % (19 cas sur 113). Après avoir discuté la valeur des définitions du sens du mouvement employées successivement par les botanistes, cet auteur a donné, comme nous l'avons déjà signalé (chap. XII) la préférence aux mots « positif » et « négatif », proposés également par BERTON (1948). A partir de recherches bibliographiques et d'observations personnelles, BAILLAUD a tenté de rassembler toutes les données connues concernant le sens du mouvement des vrilles, des tiges non grimpantes, des organes non volubiles, des tiges grimpantes et volubiles appartenant à l'ensemble du règne végétal en utilisant pour base la classification du *Syllabus* d'ENGLER. Il mentionne chez les Liliacées 9 genres étudiés, dont 4 à sens variable. En nous inspirant de ce travail récapitulatif nous rapellerons le sens de la nutation de quelques *Asparagus : A. plumosus* (NEWCOMBE 1913 : + et −), *A. verticillatus* (EICHLER 1884 : + et −), *A. medeoloides* (MOHL 1827 : +, JOST 1913 : −), *Myrsiphyllum Asparagoides* = *A. medeoloides* (RAWITSCHER 1932 d'après les recherches de NOLL : −).

Dans une étude préliminaire (COURTOT 1961), nous avons constaté que chez l'*Asparagus medeoloides*, le sens de la trajectoire est variable d'une tige à l'autre et qu'il peut même s'inverser au cours du mouvement.

Ces quelques résultats semblent montrer la variabilité du sens de la trajectoire chez les Liliacées et plus particulièrement chez les *Asparagus*.

B. — Recherches personnelles

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour nos observations, nous avons fait germer en serres des graines d'*Asparagus medeoloides* ; les plantules mesurant une dizaine de centimètres ont été repiquées en pots et cultivées ensuite dans une salle conditionnée où la température et l'humidité étaient sensiblement constantes (temp. : 24 à 26 °C ; degré hydrométrique : 80 à 90 %) ; l'intensité lumineuse était d'environ 2 500 à 3 000 lx au niveau des plantes.

Pour étudier ces mouvements, nous avons utilisé la méthode des « projections orthogonales » améliorée par A. TRONCHET (1942) et décrite précédemment.

ETUDE DU MOUVEMENT RÉVOLUTIF

a) *Forme et dimensions de la trajectoire*

Pour l'ensemble de nos observations, la projection orthogonale sur un plan horizontal des déplacements du sommet de la tige présente des caractères assez constants.

Au début du mouvement, pour une tige jeune, la trajectoire, de forme plus ou moins elliptique, est petite (3 mm sur 22 mm, fig. 87 : tige D_3 ; 8 mm sur 13 mm, fig. 92 : tige A_1 ; 8 mm sur 17 mm, fig. 87 : tige C_4), puis elle s'agrandit (10 mm sur 25 mm, fig. 92 : tige C_3 ; 12 mm sur 25 mm, fig. 92 : tige E_3 ; 23 mm sur 40 mm, fig. 92 : tige H_6). Ensuite la trajectoire tend à devenir circulaire (fig. 93, 94 et 95) et son diamètre peut atteindre 68 mm, 77 mm (fig. 94), 70 mm, 72 mm, 77 mm (fig. 95) et 80 mm (fig. 93 : tige A_3). Les trajectoires (horizontales) circulaires et de plus grande dimension, caractérisent généralement des tiges en pleine activité révolutive.

b) *Sens de la trajectoire*

Les tiges de l'*Asparagus medeoloides* nous ont donné des résultats variables d'une tige à l'autre, et nous avons observé assez fréquemment au cours de nos relevés des changements de sens. Pour l'ensemble de nos observations, le tableau VI donne le sens de la trajectoire, pour les différentes tiges étudiées.

Pour trente et une révolutions le tableau montre que la trajectoire est décrite dans le sens positif pour dix-huit d'entre elles. Si nous envisageons maintenant chaque tige en particulier, nous constatons que pour les tiges *A*, *B*, *C*, *D* et *E* sur lesquelles nos observations sont plus nombreuses, il y a changement de sens d'un relevé à l'autre et même au cours d'un même relevé, d'une révolution à la suivante (fig. 92 : tige D_3) ; pour ces cinq tiges, on remarque une prédominance de révolutions effectuées dans le sens négatif (13 de sens −, pour 6 de sens +). Les autres tiges ont tendance au contraire à effectuer leur révolution de manière plus constante dans le sens positif.

En résumé, le sens de la trajectoire décrite par les tiges d'*Asparagus medeoloides* paraît donc variable.

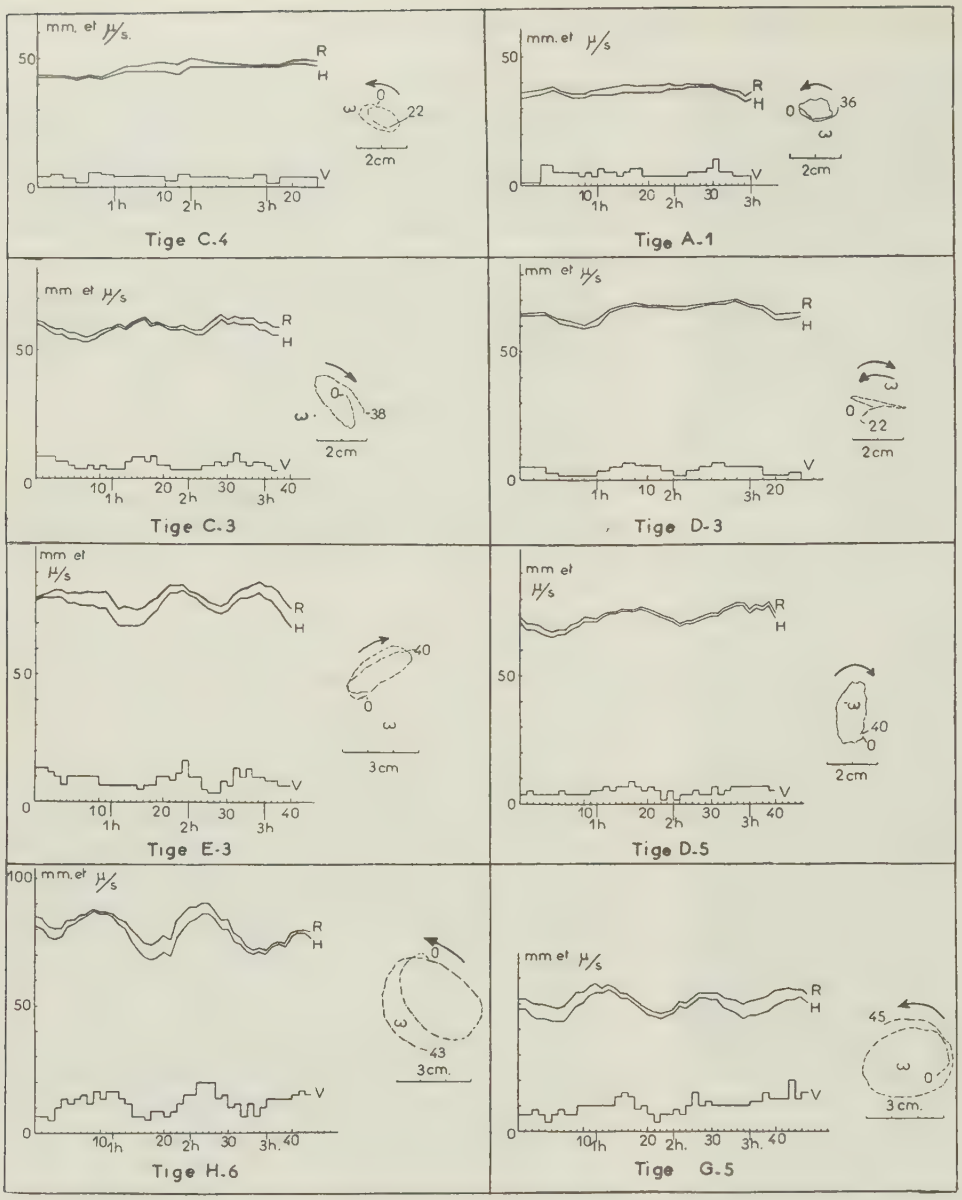


FIG. 92. — Mouvement révolutif des jeunes tiges d'*Asparagus medeoloides :* Pour chaque observation nous donnons la projection orthogonale de la trajectoire (le sens du mouvement est indiqué par une flèche) et le diagramme des variations de la hauteur de l'apex, de la vitesse et du rayon efficient. Le chiffre qui accompagne la lettre désignant une tige correspond au numéro du relevé.

TABLEAU VI

Relevés	Sér. 1	Sér. 2	Sér. 3	Sér. 4	Sér. 5	Sér. 6	
Tige *A*	+	− −	− −	−			Changement de sens
Tige *B*			−	−	−	+	Changement de sens
Tige *C*			+	−	+		Changement de sens
Tige *D*			− +	−	−	−	Changement de sens
Tige *E*			−	+	+	−	Changement de sens
Tige *F*					+	+	
Tige *G*					+	+	
Tige *H*						+	
Tige *I*	+	+	+				
Tige *J*	+	+					

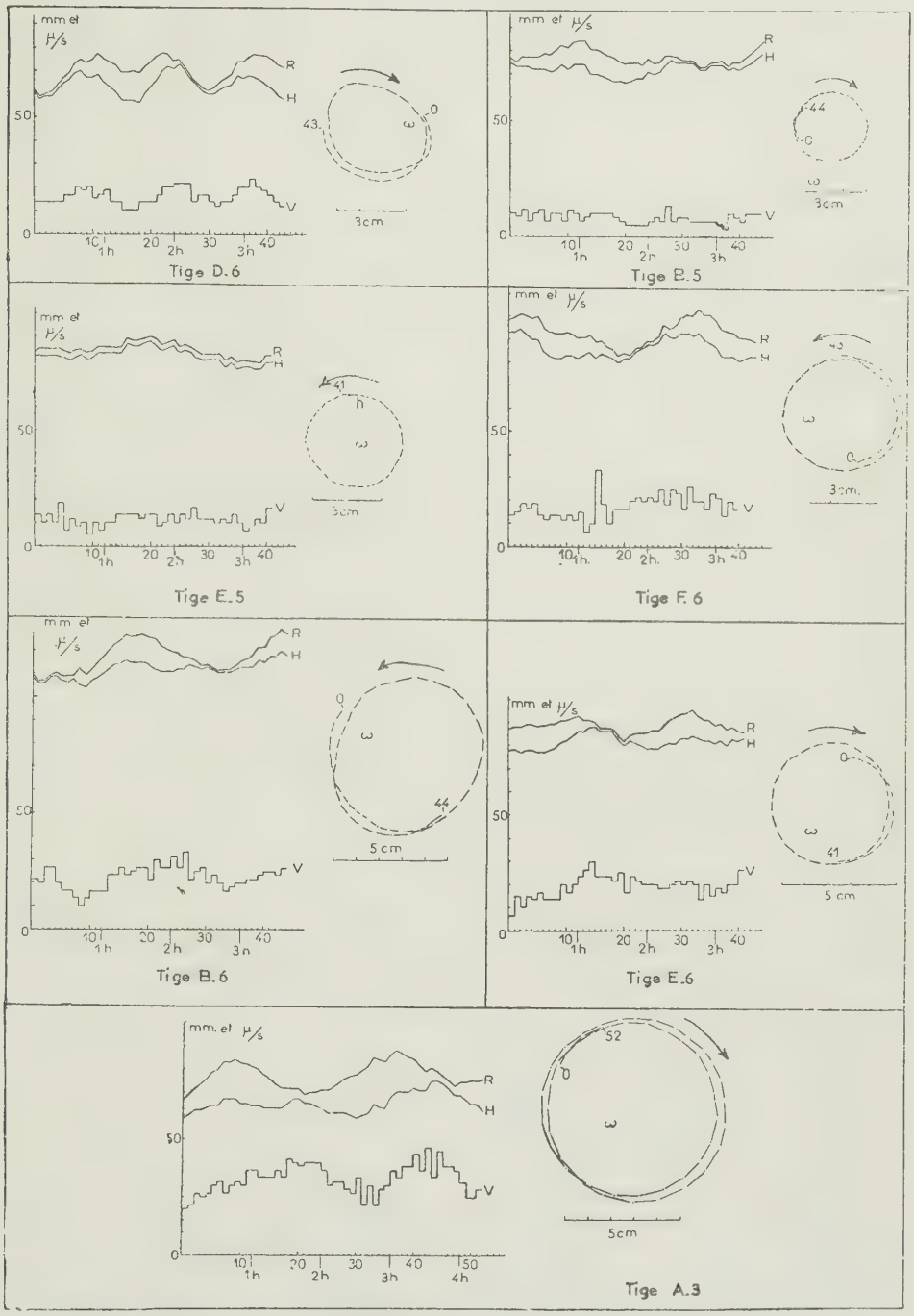


FIG. 93. — Mouvement révolutif des tiges d'*Asparagus medeoloides* en pleine activité révolutive (Projections orthogonales de la trajectoire et variations de *H*, *R*, *V*).

c) *Durée de la période*

La période d'un mouvement révolutif est exprimée par le temps que la convexité met pour faire le tour de la tige ; arbitrairement ce temps est mesuré d'après la projection orthogonale de la trajectoire par la durée d'une révolution. Nous avons résumé nos résultats pour les valeurs de la période dans le tableau VII.

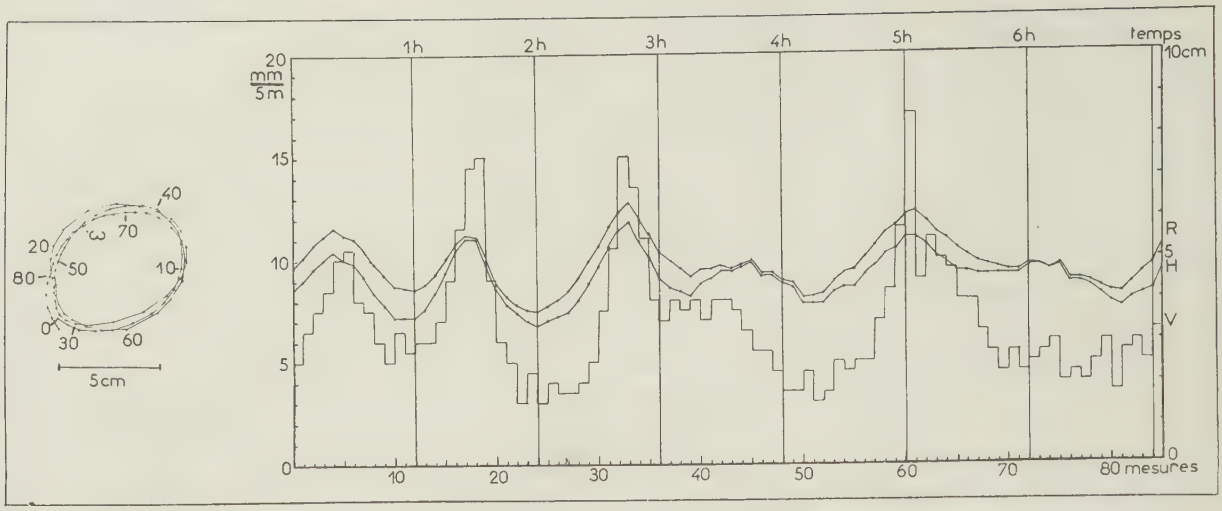


FIG. 94. — Projection orthogonale de la trajectoire (à gauche) et variations de *H*, *R* et *V* (à droite) pour une tige d'*Asparagus medeoloides* en pleine activité révolutive.

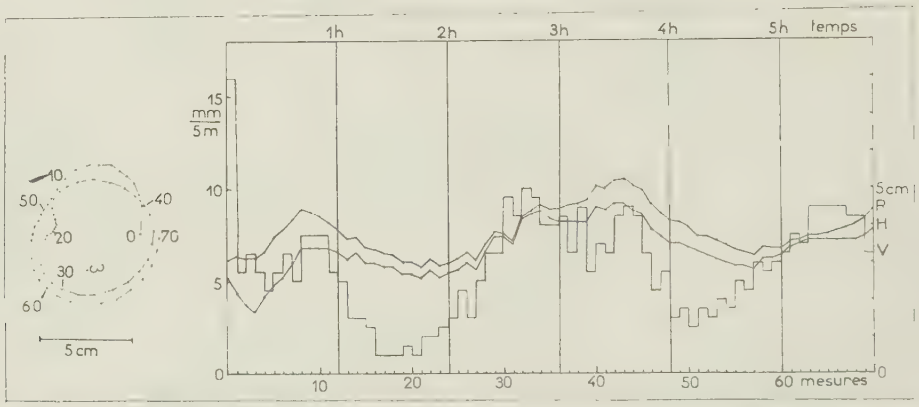


FIG. 95. — Mouvement révolutif d'une tige d'*Asparagus medeoloides*. Projection orthogonale de la trajectoire et variations de *H*, *R* et *V*.

TABLEAU VII

Relevés	Sér. 1	Sér. 2	Sér. 3	Sér. 4	Sér. 5	Sér. 6	Valeur moyenne de la période
Tige *A*	1 h 55	2 h 15 2 h 10	2 h 2 h 05				2 h 05
Tige *B*				2 h 40	3 h 10	2 h 30	2 h 45
Tige *C*			2 h 40	2 h 40	3 h 45		2 h 45
Tige *D*			3 h	3 h 10	3 h 20	2 h 15	2 h 55
Tige *E*			2 h 25	2 h 20	3 h 10	2 h 25	2 h 35
Tige *F*					2 h 20	2 h 30	2 h 25
Tige *G*					2 h 45	3 h 15	3 h
Tige *H*						2 h 20	2 h 20
Tige *I*	2 h 20	2 h 20	2 h 20				2 h 20
Tige *J*	3 h 10	2 h 40					2 h 55

Pour l'ensemble de nos observations, les valeurs de la période varient de 1 h 55 à 3 h 45, ce qui nous donne pour chaque tige étudiée des valeurs moyennes comprises entre 2 h 05 et 3 h. Ces valeurs sont nettement inférieures à celles indiquées par DARWIN pour les *Asparagus*.

d) *Influence de la température sur la durée de la période*

Au cours de nos expériences, les 4 premières séries de relevés et la sixième série ont été effectuées à une température voisine de 25 °C ; dans ces conditions, la valeur moyenne de la période est de 2 h 26. Pour des raisons accidentelles, la cinquième série de relevés a été effectuée à une température de 21 °C ; le tableau VII fait apparaître assez nettement un allongement de la période surtout pour les tiges *B* : 3 h 10, *C* : 3 h 45, *D* : 3 h 20 et *E* : 3 h 10 ; la valeur moyenne de la période pour les six tiges étudiées est alors de 3 h 05. Cet allongement de la période pourrait être dû, dans une certaine mesure, au vieillissement ; dans ce cas, la sixième série de relevés comporterait elle aussi des valeurs élevées de la période, ce que notre tableau ne confirme pas. Ce phénomène qui intéresse plusieurs tiges à des stades différents de leur développement semble s'expliquer essentiellement par l'abaissement accidentel de la température du milieu extérieur.

e) *Variations des grandeurs caractéristiques du mouvement*

Pour les différents relevés, nous avons représenté graphiquement les variations de la hauteur de l'apex, du rayon efficient et de la vitesse (fig. 92, 93, 94 et 95). La hauteur de l'apex varie assez faiblement chez les jeunes tiges (5 à 10 mm d'écart entre un maximum et un minimum consécutifs) lorsque la trajectoire est petite et de forme plus ou moins elliptique ; la courbe de la hauteur présente alors fréquemment deux maximums alternant avec deux minimums (fig. 92 : tiges E_3, H_5, G_6). Pour les tiges plus âgées, dont la trajectoire est assez grande et de forme à peu près circulaire, on note généralement une seule valeur maximale et une seule valeur minimale de la hauteur par révolution (fig. 93 : tiges B_6, A_3) ; la différence entre ces valeurs extrêmes peut atteindre 10 à 20 mm (fig. 93) et même 30 mm (fig. 94 et 95).

Dans le Tableau VIII, nous avons indiqué le nombre de maximums de hauteur de l'apex relevés au cours de chaque révolution pour les différentes tiges observées.

Nous voyons que vingt et une révolutions sur trente présentent un seul maximum de la hauteur. Le rayon efficient varie sensiblement en même temps que la hauteur et dans nos graphiques les deux courbes sont très voisines l'une de l'autre.

TABLEAU VIII

	Séries de relevés					
	1	2	3	4	5	6
Tige *A*	1	1-1	1-1			
Tige *B*			2	1	2	1
Tige *C*			1	2	1	
Tige *D*			1	1	2	2
Tige *E*			2	1	1	1
Tige *F*					1	1
Tige *G*					2	1
Tige *H*						2
Tige *I*	1	1				
Tige *J*	2	1	1			

Les variations de la vitesse sont représentées sur nos graphiques par des courbes « en escalier ». Sur les figures 92 et 93, la vitesse a été exprimée en μ par seconde ; tandis que pour les figures 94 et 95 elle est exprimée en mm par 5 mn ; dans les deux dernières figures, l'échelle employée pour représenter les vitesses est différente et facilite la comparaison avec les courbes représentatives de *R* et de *H*. Chez les tiges jeunes (fig. 92), les variations de la vitesse sont faibles et plus irrégulières que celles de la hauteur ; cependant dans la plupart des cas, les minimums et les maximums les plus marqués ont tendance à coïncider avec ceux de la hauteur et du rayon efficient. Ce caractère est particulièrement net dans les tiges plus âgées chez lesquelles le mouvement révolutif est plus ample. La figure 94 nous fournit un très bon exemple de la concordance des variations de *H*, *R* et *V* et fait également ressortir des écarts relativement importants entre les valeurs minimums et maximums de la vitesse. En effet, pour cette tige les vitesses minimums sont de l'ordre de 3 à 5 mm par 5 mn, tandis que les vitesses maximums sont comprises entre 10 et 17 mm par 5 mn.

ESSAI D'INTERPRÉTATION

Nous avons rappelé dans l'historique général de cette partie, les différentes hypothèses qui ont été successivement formulées pour tenter d'expliquer le mouvement révolutif des tiges volubiles. Récemment

Baillaud (1962*b*) soulignait que ces interprétations (déterminisme chimique ou génétique, tropisme latéral, phénomène autonome, phénomène d'hypercourbure, théorie de l'action latérale) ne se contredisent pas nécessairement et que chacune d'elles est peut-être susceptible de rendre compte d'un aspect de ce problème particulièrement complexe.

Après avoir déterminé les principales caractéristiques du mouvement révolutif des tiges de l'*Asparagus medeoloides*, nous proposons, en résumant nos principales observations sur la croissance, la morphologie et l'anatomie des tiges volubiles de cette espèce, de mettre en évidence des caractères qui pourraient dans une certaine mesure contribuer à favoriser le mouvement.

L'étude des courbes de croissance globale et des courbes d'accroissement journalier montre que les tiges volubiles de l'*Asparagus medeoloides* sont le siège d'une croissance très active qui n'est pas progressive mais rythmée (Chap. VI). Les entre-nœuds en voie d'allongement sont généralement ceux qui sont affectés par la courbure pendant le mouvement révolutif. Enfin les tiges volubiles qui atteignent de grandes dimensions sont toujours formées d'entre-nœuds beaucoup plus longs que ceux des tiges non volubiles. Ces caractères laissent à penser qu'il existe des rapports étroits entre ce type de croissance et le volubilisme.

La portion mobile des tiges volubiles de l'*Asparagus medeoloides* est sans doute caractérisée par une forte activité auxinique qui est peut-être liée à la présence spontanée de facteurs analogues aux gibbérellines. On sait en effet, que la protection des auxines et l'inhibition des auxines-oxydases sont provoquées ou favorisées par l'acide gibbérellique (Pilet cité par Baillaud 1962*b*). Nous avons constaté (Chap. VI) que l'application d'acide gibbérellique sur les apex des tiges de l'*Asparagus medeoloides* n'entraîne pas de changement important du taux de croissance ; il serait donc logique de se demander si de telles substances n'existeraient pas à l'état spontané chez cette espèce. Comme pour le *Bulbine annua*, une étude biochimique serait nécessaire pour justifier cette hypothèse. Cependant la croissance active des régions volubiles ne suffit pas pour expliquer le mouvement révolutif et il faut faire intervenir d'autres facteurs : rythme de l'allongement de chaque génératrice et coordination (polarité latérale) entre le rythme de l'allongement des différentes génératrices (Baillaud 1958, Baillaud et Courtot 1962).

Au cours du mouvement révolutif la vitesse varie périodiquement ; Baillaud a suggéré d'interpréter ces variations en admettant que la convexité se propage périodiquement parmi les différents secteurs de la tige ; quand elle passe dans certains secteurs, elle va plus vite que dans d'autres et les secteurs en question présentent peut-être des différences de nature inconnue qui pourraient être la cause du phénomène.

En faisant l'étude morphologique et anatomique de la région mobile des tiges de l'*Asparagus medeoloides* (Chap. XVII), nous avons retrouvé la plupart des caractères signalés habituellement chez les plantes volubiles : conformation particulière du « flagelle », présence d'une assise amylifère, faible lignification des tissus de soutien et des vaisseaux ligneux, faisceaux libéro-ligneux nombreux, gros calibre des vaisseaux du bois et des tubes criblés. Pour cette espèce, nous avons remarqué que les parenchymes sont le siège d'une activité cytoplasmique intense : le phénomène polarisé latéralement qui semble être à l'origine de la nutation pourrait se localiser dans ces régions.

Conclusion

Nos observations sur les mouvements des tiges volubiles de l'*Asparagus medeoloides* tout en confirmant, dans une certaine mesure, les études faites antérieurement sur les Liliacées, nous ont permis de mettre en évidence la variabilité du sens de la trajectoire et l'influence de la température sur la durée de la période. Le mouvement révolutif de cette espèce présente beaucoup de caractères communs avec ceux des autres tiges volubiles : la hauteur de l'apex est maximale une ou deux fois par période ainsi que simultanément la vitesse et le rayon efficient. Chez l'*Asparagus medeoloides* la croissance intense des tiges volubiles, la conformation de leur flagelle, la structure anatomique particulière et l'activité cytoplasmique des parenchymes des régions mobiles ont sans doute un rôle important dans le déterminisme du mouvement révolutif.

RÉCAPITULATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Le but de notre travail a été d'étudier la morphologie, la croissance, certains aspects anatomiques et les mouvements révolutifs de deux Liliacées : le *Bulbine annua* et l'*Asparagus medeoloides*. Nous avons déjà insisté dans l'introduction sur les raisons pour lesquelles nous avons choisi ces plantes mais nous tenons à rappeler que c'est l'observation des mouvements révolutifs présentés d'une part, par la première feuille du *Bulbine annua* et d'autre part, par les tiges volubiles de l'*Asparagus medeoloides* qui ont motivé des recherches plus approfondies sur le développement de ces deux Liliacées.

La première partie de notre travail a été consacrée à la morphologie des plantules des deux espèces ; dans les deux cas, les graines sont albuminées et la germination est du type hypogé. Les premiers stades de la germination sont tout à fait comparables pour le *Bulbine annua* et l'*Asparagus medeoloides*, qui appartiennent pourtant à des sous-familles différentes : dégagement de la racine, différenciation d'une tigelle très courte surmontée d'un organe coudé formé par la gaine et le pétiole cotylédonaires, ce dernier étant lui-même relié au suçoir inclus dans la graine.

La déchirure de la gaine cotylédonaire par les formations issues de la gemmule est suivie d'un comportement différent pour les deux espèces : chez le *Bulbine annua*, la gemmule donnera naissance à des feuilles nombreuses disposées en rosettes radicales, tandis que chez l'*Asparagus medeoloides*, une tige feuillée portant des cladodes alternes se développe directement à partir du point végétatif.

Le rappel des homologies entre les pièces d'une plantule de Graminées et celles d'une plantule de *Bulbine annua* semble montrer que la première feuille assimilatrice du *Bulbine annua* est effectivement l'équivalent du coléoptile des Graminées.

Nous avons également donné la description de plantules tératologiques de l'*Asparagus medeoloides* que nous avons eu l'occasion d'observer au cours de nos semis. Dans une de ces plantules, deux tiges principales ont percé simultanément la gaine cotylédonaire tandis que dans l'autre, la partie inférieure de la tige principale était fasciée. La structure de ces deux plantules paraît due à des perturbations qui ont affecté le point végétatif au moment de la germination, mais dont nous ignorons le déterminisme exact.

Dans la deuxième partie de ce mémoire, nous avons étudié les effets d'un traitement gibbérellique sur la croissance et le développement du *Bulbine annua* et de l'*Asparagus medeoloides*. L'application d'acide gibbérellique sur le *Bulbine annua* n'a pas entraîné de modifications importantes de la croissance de la première feuille végétative. Nous avons obtenu dans certains cas, sur des feuilles très jeunes, une légère augmentation du taux de croissance mais ce résultat ne peut être généralisé. Par contre, le traitement gibbérellique a une action stimulante sur le développement des ébauches foliaires qui apparaissent avec une avance de 2 à 4 jours chez les plantes traitées. Enfin, l'acide gibbérellique semble favoriser la torsion des feuilles.

L'étude biométrique de la croissance de l'*Asparagus medeoloides* nous a permis de mettre en évidence certains caractères du développement de cette espèce. Nous avons pu, en particulier, comparer la croissance des tiges principales dressées et celle des tiges volubiles. Les courbes de croissance globale et les courbes d'accroissement journalier montrent nettement que les portions volubiles sont le siège d'une croissance particulièrement active. Pour les régions mobiles, la courbe des accroissements journaliers montre toute une série de maximums et de minimums qui mettent en évidence un rythme du taux de croissance. Ce rythme des variations de l'accroissement journalier correspond approximativement à l'apparition de chaque entre-nœud dans la phase active de croissance. Ce type de croissance propre aux régions volubiles, qui aboutit à la formation de tiges de grandes dimensions constituées d'entre-nœuds très longs, semble avoir une relation étroite avec les mouvements révolutifs.

L'application d'acide gibbérellique sur les apex des tiges de l'*Asparagus medeoloides* n'a jamais entraîné, chez les individus traités, de tendance au port volubiles, comme on aurait pu le penser. La croissance globale n'a pas été sensiblement modifiée ; nous avons seulement remarqué, dans certains cas une sorte d'accélération plus ou moins durable de l'allongement qui affecte surtout la durée de la croissance. L'acide gibbérellique semble avoir une action

sur le développement des entre-nœuds qui sont moins nombreux et plus longs chez les plantes traitées.

Si le traitement n'a pas entraîné de changements importants dans la croissance en longueur des tiges de l'*Asparagus medeoloides*, l'aspect des plantes a été cependant sensiblement modifié. L'acide gibbérellique provoque un net allongement des cladodes, accompagné d'une diminution de leur largeur ; cet effet se manifeste quel que soit le moment du début du traitement ; son intensité et sa durée sont étroitement liées à la quantité d'acide gibbérellique appliquée. Les variations dans la forme des cladodes s'accompagnent également de modifications anatomiques : réduction importante du nombre des faisceaux libéro-ligneux et des éléments conducteurs.

La structure des tiges de l'*Asparagus medeoloides* est également affectée par le traitement gibbérellique : on observe un changement dans la forme et le diamètre de la section transversale et une réduction du système vasculaire. Les variations morphologiques et anatomiques provoquées par le traitement gibbérellique sur les tiges et les cladodes de l'*Asparagus medeoloides* sont d'autant plus importantes que l'on se rapproche plus de l'apex.

La troisième partie a été consacrée à l'étude du comportement de l'*Asparagus medeoloides* sous différents éclairements (3 900, 2 600, 1 700, 1 000, 660, 440 lx). Nous pouvons résumer nos observations de la manière suivante :

— La longueur des tiges principales et la durée de la croissance ont tendance à augmenter lorsque l'intensité de l'éclairement diminue. Mais les variations de ces deux grandeurs ne sont pas directement proportionnelles à la diminution de l'éclairement : elles présentent un maximum bien caractérisé pour 660 lx.

— Ces résultats qui apparaissent déjà sur les courbes individuelles sont encore plus nets sur le diagramme des courbes de croissance moyenne des tiges principales (établi en fonction du temps et de l'éclairement). Le bloc diagramme présente un maximum accusé pour 660 lx alors qu'on aurait pu penser a priori que la croissance la plus intense serait atteinte pour 440 lx.

— La comparaison des courbes d'accroissement moyen journalier des divers lots tend à montrer pour tous les éclairements, l'existence d'un maximum de l'accroissement au début du développement entre le cinquième et le dixième jour ; ce maximum relativement faible pour 3 900 lx augmente avec la diminution de l'éclairement et il est accompagné pour 2 600 lx et 1 700 lx d'un deuxième maximum vers le vingt-cinquième jour.

— Le diagramme des accroissements moyens journaliers, établi en fonction du temps et de l'intensité de l'éclairement montre que la durée de la croissance augmente lorsque l'éclairement diminue. Les effets les plus importants sont obtenus ici encore pour 660 lx et non pour 440 lx.

— Une étude de la répartition de la croissance nous a permis de montrer que l'allongement important des tiges principales de l'*Asparagus medeoloides* sous les éclairements de 1 000 lx et de 660 lx peut s'interpréter en grande partie par une augmentation du nombre des entre-nœuds.

Les caractères particuliers de la croissance des tiges principales de l'*Asparagus medeoloides* sous les différents éclairements s'accompagnent de modifications qui affectent les tiges et les cladodes. Les individus, cultivés sous les éclairements les plus faibles, ont des tiges longues et grêles dont les nœuds inférieurs sont dépourvus de cladodes. Sous les faibles éclairements, les cladodes ont des formes irrégulières. Le nombre de faisceaux libéro-ligneux et la largeur des cladodes diminuent à mesure que l'éclairement devient moins intense.

La ramification paraît être sous la dépendance des variations de l'intensité lumineuse, à la fois pour le nombre des rameaux latéraux et pour leur niveau d'insertion. Le nombre des ramifications et leur longueur décroissent régulièrement avec la diminution de l'éclairement. Pour les éclairements les plus intenses (3 900, 2 600, 1 700 lx) les rameaux latéraux apparaissent toujours sur les nœuds inférieurs (du nœud cotylédonaire au troisième nœud), tandis que pour les faibles éclairements (1 000, 660, 440 lx) les niveaux d'insertion sont variables et situés généralement plus haut sur la tige (jusqu'au quatorzième nœud).

Chez l'*Asparagus medeoloides*, la diminution de l'éclairement provoque une réduction de la vascularisation des cladodes et, pour les tiges, retarde la lignification et la différenciation des faisceaux libéro-ligneux.

Dans la quatrième partie, nous avons tenté de donner une interprétation des cladodes en confrontant nos propres observations sur l'*Asparagus medeoloides* et les théories déjà émises sur ces organes.

Il semble que l'on puisse encore admettre avec Van Tieghem que les cladodes foliacés de l'*Asparagus medeoloides* correspondent à des axes réduits à leur premier entre-nœud. Leur forme étalée peut s'expliquer, dans une certaine mesure, par la concrescence d'unités plus simples disposées en cyme scorpioïde, ou alors par un changement dans le type de croissance du cladode qui d' « acroplaste » deviendrait « basiplaste », sous l'influence par exemple d'un facteur auxinique. Cette hypothèse, qui reste à vérifier, permettrait d'expliquer les réactions particulières des cladodes à l'acide gibbérellique et aux faibles intensités lumineuses : ils réagissent à la fois comme des tiges et comme des organes foliaires.

Enfin, la dernière partie est consacrée à l'étude des mouvements révolutifs. Les caractères du mouvement révolutif de la première feuille assimilatrice du *Bulbine annua* sont tout à fait comparables à ceux que l'on observe chez les vrilles : forme elliptique de la trajectoire, alternance régulière de quatre phases d'accélération et de ralentissement par révolution. Il semble que le grand diamètre de la trajectoire est sensiblement parallèle au plan de symétrie de la feuille et de la plantule. Ce mouvement pourrait s'expliquer par une croissance inégale des différents secteurs de la feuille, due à des facteurs auxiniques ou gibbérelliques.

Une étude de la morphologie et de l'anatomie des tiges volubiles de l'*Asparagus medeoloides* précède l'exposé des caractéristiques du mouvement révolutif. Nous avons pu ainsi étendre à cette espèce un certain nombre de caractères observés jusqu'alors surtout chez les Dicotylédones : croissance plus active, développement retardé des feuilles et des cladodes par rapport à l'allongement intercalaire. L'étude anatomique du flagelle nous a montré l'existence d'une assise amylifère, d'un plus grand nombre de faisceaux libéro-ligneux formés d'éléments plus nombreux et plus gros. On note également la faible lignification des vaisseaux ligneux et l'absence de tissus de soutien différenciés. Les parenchymes des régions mobiles (par. cortical, par. libérien, par. du cylindre central) paraissent être le siège d'une intense activité cytoplasmique.

Les mouvements révolutifs des tiges de l'*Asparagus medeoloides* sont caractérisés surtout par la variabilité du sens de la trajectoire. La hauteur de l'apex est maximum une ou deux fois par période ainsi que simultanément la vitesse et le rayon efficient. La durée de la période varie avec la température.

La croissance particulière des régions mobiles, la conformation de leur flagelle, leur structure anatomique et l'intense activité cytoplasmique observée dans les parenchymes des flagelles pourraient sans doute jouer un rôle important dans le déterminisme du mouvement révolutif de cette espèce.

ARBER A. – *Monocotyledons : a morphological study*. Cambridge : University Press (1925).

ARNAL C. – Recherches sur la nutation des coléoptiles. I. Nutation et croissance. *Ann. Univ. sarav. 2*, 92-105, (1953*a*).

ARNAL C. – Recherches sur la nutation des coléoptiles. II. Nutation et régénération physiologique. *Id., 2*(3), 186-203 (1953*b*).

ARNAL C. – Recherches sur la nutation des coléoptiles. III. Nutation et étiolement. *Id., 3*(1-2), 85-98 (1954*a*).

ARNAL C. – Les mouvements de nutation des coléoptiles de Graminées. *8e Congr. intern. Bot.*, Paris (1954) et *Comm. parvenues avant le Congrès*, Sect. *11*, 165-166 (1954*b*).

ARNAL C. – Recherches sur la nutation des coléoptiles. IV. Morphologie du mouvement de nutation. *Rev. gén. Bot., 62*, 661-666 (1955).

ARNAL C. – Croissance et nutation du coléoptile de Blé, présentation d'un film. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég., 2*(4), 174 (1956).

ARNAL C. – Action de la gibbérelline sur la croissance et la nutation du coléoptile de Blé. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég., 4*, 92-94 (1958).

ATTRI S.S. and GREIG J.K. – Effects of some growth regulating substances on spean emergence and development in *Asparagus. Amer. Soc. Hort. Sci. Abstr. 54th Ann. M.*, p. 49 (1957).

AVERY G.S., BURKHOLDER P.R. and CREIGHTON H.B. – Polarized growth and cell studies in the first internode and coleoptile of *Avena* in relation to light and darkness. *Bot. Gaz., 99*, 125-143 (1937).

BAILLAUD L. – Note préliminaire sur le mouvement des vrilles bifurquées de *Cyclanthera explodens. Ann. sci. Univ. Besançon, Bot. 2, 5*, 17-21 (1950).

BAILLAUD L. – Nutation d'une vrille ramifiée de *Lagenaria vulgaris. Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, 54, 101-104 (1950) et *Ann. sci. Univ. Besançon*, 6-7, *Bot. 2*, 55-58 (1952).

BAILLAUD L. – Remarques sur le mouvement de nutation des tiges volubiles. *Ann. sci. Univ. Besançon, 6-7, Bot. 1*, 29-40 (1952).

BAILLAUD L. – Action de la température sur la période de nutation des tiges volubiles de *Cuscute. C. R. Acad. Sci., 236*, 1986-1988 (1953).

BAILLAUD L. – Les mouvements de croissance des tiges volubiles et la pesanteur. *8e Congr. intern. Bot., Sect. 11-12*, 162-163 (1954).

BAILLAUD L. – *Recherches sur les mouvements spontanés des plantes grimpantes*. Thèse Sci., 1er tirage polycopié (1957) et *Ann. sci. Univ. Besançon*, 2e sér., *Bot. 11*, 1-235 (1958 paru 1959).

BAILLAUD L. – Introduction à la notion du rythme endogène. *Bull. bim. Soc. Hist. nat. Doubs, no 18*, 185-200 (1958*b*).

BAILLAUD L. – Les mouvements d'exploration et d'enroulement des plantes volubiles. *Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. XVII*, Teil 2, Berlin : Springer Verlag, 562-634 (1962*a*).

BAILLAUD L. – Mouvements autonomes des tiges, vrilles et autres organes à l'exception des organes volubiles et des feuilles. *Ibid.*, 635-715 (1962*b*).

BAILLAUD L. et COURTOT Y. – Corrélations et polarités dans la morphologie d'un Cyprès. *Ann. sci. Univ. Besançon*, Sér. II, *Bot. 6*, 83-93 (1955).

BAILLAUD L. et COURTOT Y. – Sur le rythme de la ramification du *Chamaecyparis nootkatensis. Soc. for biol. rhythm, 7th Conf., Siena, Summaries* p. 2 (1960).

BAILLAUD L. et COURTOT Y. – La fasciation tubuleuse, ses caractères et son déterminisme : compléments bibliographiques et remarques. *Ann. sci. Univ. Besançon*, 2e sér., *Bot. 15*, 59-64 (1960).

BAILLAUD L. et COURTOT Y. – Nouvelles remarques sur le rythme de la répartition des rameaux du *Chamaecyparis nootkatensis. Ann. sci. Univ. Besançon*, 2e sér., *Bot. 17*, 63-68 (1961).

BAILLAUD L. et COURTOT Y. – Essai de coordination des faits expérimentaux concernant l'induction du port volubile par l'acide gibbérellique. *Eigenschaften und Wirkungen der Gibberelline. Symp. Oberhess. Ges. Natur.-u. Heilk., Naturwiss. Abt. Giessen 1960*, 136-145, Berlin : Springer (1962).

BAILLAUD L., COURTOT Y., MARSAUD P., MONNIER Y., PERNEY J.P. et TAVANT H. – Quelques expériences relatives à l'induction du port volubile par l'acide gibbérellique. *Ibid.*, 130-136 (1962).

BAILLAUD L., COURTOT Y., MILLET B. et MANGE M. – Eléments constants et variables dans les capitules normaux et tératologiques. *Bull. Soc. bot. Fr., Mém. 43*, 25-37 (1964).

BAILLAUD L. et MONNIER Y. – La circumnutation de la tige d'un *Phaseolus* rendu volubile par l'acide gibbérellique. *C. R. Acad. Sci., 250*, 4032-4034 (1960).

BAILLON H. – *Histoire des plantes*. T. *XII*, Paris : Hachette, 611 p. (1894).

BAKER J.G. – Revision of the genere and species of *Asparageae. Journ. Linn. Soc. bot.*, vol. *XIV* (1875).

BARANETZKI J. – Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. *Mém. Acad. Sci. St-Pétersbourg*, sér. 7, *31*(8), 1-73 (1883).

BEILLE L. – *Précis de Botanique pharmaceutique*. 2 tomes : 1790 p., 2e édit. revue et augmentée, Paris : Maloine (1935).

BERTON A. – Notes botaniques. Sur la désignation des sens d'enroulement et de torsion. *La feuille des Naturalistes*, N.S., *3*, 74 (1948).

BIETZ E.A. – Ueber die verschiedene Windungsrichtungen der Schlingpflanzen. *Verh. u. Mitth. d. siebenbürg. Ver. für Naturw. zu Hermannstadt, 45*, 55-56 (1896).

BISCHOFF G.W. – *in : Handb. bot. Terminologie u. Systemkunde, 1*, 177, Nürnberg. (1833).

BLAAUW A.H. – Licht und Wachstum. *Z. Bot., 6*, 641-703 (1914).

BLANC B. – Etude de la croissance d'*Ocimum basilicum* et des modifications induites par le traitement à l'acide gibbérellique. *Dipl. Etudes Sup.*, 72 p., Besançon (1961).

BONNET C. – *Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes et sur quelques autres sujets relatifs à l'histoire de la végétation*. Göttingen, 343 p. (1754).

BONNIER G. – Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes. *Rev. gén. Bot., 7*, 241-297 (1895).

BORTHWICK H.A. and HENDRICKS S.B. – Effects of radiation on growth and development. *Handb. der Pflanzenphysiologie, 16*, 299-330 Berlin-Gottingen-Heidelberg : Springer (1961).

BOUILLENNE R. et FOUARGE M. – Etude d'un nouveau type d'éclairage fluorescent pour la culture en serre. *Bull. hort. Liège, 8*, 3, mars (1953*a*).

BOUILLENNE R. et FOUARGE M. – Etude d'un nouveau type d'éclairage fluorescent pour la culture en serre. *Bull. hort. Liège, 8*, no 3, (1953), paru aussi *in Arch. Inst. bot. Univ. Liège, 22* (1953*b*)

BOUILLENNE R. et FOUARGE M. – La lumière artificielle en horticulture. Les tubes Phytor adaptés à la croissance des végétaux. *The raport of the XIVth intern. horticult. Congress Netherlands 1955*, Wageningen : Weenamm et Zonen, 1114-1118 (1955).

BOUILLENNE R. et FOUARGE M. – Quelques considérations sur l'application de la lumière froide dans la culture des tomates. *Rev. hort.*, n° 2198, 6 p. (mars-avril 1954).

BOUILLENNE R. et FOUARGE M. – Comparaison de divers systèmes d'éclairage artificiel appliqués à la culture des tomates. *Bull. hort. Liège*, *9*, 2 (1956).

BOUILLENNE-WALRAND M. – De l'action de la lumière artificielle sur la croissance et le développement des tomates. *Bull. Acad. roy. Belgique*, classe des Sciences, 756-777 (5 oct. 1957).

BOUREAU E. – *Anatomie végétale*. 3 vol., Paris : P.U.F. (1954-1956-1957).

BOWMANN H.H.M. – Mechanical tissue development in certain North american vines. *Bull. Torrey bot. Club*, *41*, 365-372 (1914).

BRIAN P.W. and HEMMING H.G. – The effect of gibberellic acid on shoot growth of *pea* seedlings. *Physiol. Plant.*, *8*, 669-681 (1955).

BRIAN P.W., HEMMING H.G. and RADLEY M. – A physiological comparison of gibberellic acid with some auxins. *Physiol. Plant.*, *8*, 899-912 (1955).

BRIAN P.W. and GROVE J.F. – L'acide gibbérellique. *Endeavour*, *14*, n° 63, 161-171, (1957).

BRIAN P.W., HEMMING H.G. and LOWE D. – Effect of gibberellic acid on shoot growth of Cupid sweet peas. *Physiol. Plant.*, *12*, 15-29 (1959).

BRIAN P.W., GROVE J.F. and MACMILLAN J. – The gibberellins. *Fortschr. chem. org. Naturstoffe*, *18*, 350-433 (1960).

BROTHERTON W. and BARTLETT H.H. – Cell measurement as an aid in the analysis of variation. *Amer. J. Bot.*, *5*, 192-206 (1918).

BUKOVAC M.J. and WITTWER S.H. – Comparative biological effectiveness of the gibberellins. *Nature*, *181*, 1484 (1958).

BÜNNING E. – *Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanzen*. 1 vol. 539 p., Berlin : Springer (1953).

BÜNNING E. – Endogenous rhythms in plants. *Ann. rev. Plant Physiol.*, *7*, 71-90 (1956).

BURKILL I.H. – The way in which the leaves of *Tamus communis* and *Dioscoreas* attain their light-fixed position. *Proc. linn. Soc. London*, *185*, 252-277 (9 juin 1944).

BURSTRÖM H. – Physics of cell elongation. *Handb. der Pflanzenphysiol.*, *14*, 285-310, Berlin : Springer (1961).

BUSCALLIONI L. – Sulla struttura della *Asparagacee*. *Boll. dell. Acad. Gioenia di Scienze-Naturali in Catania*, 2e sér., fasc. 4, 91-94 (1920-1921).

BUVAT R. – Le méristème apical de la tige. *Ann. biol.*, *31*, 595-659 (1955).

CANDOLLE A.P. (de) – Expériences relatives à l'influence de la lumière sur quelques végétaux. *Mém. Math. et Phys. Inst. Nat. Paris*, *1*, 332 (1806).

CANDOLLE A.P. (de) – *Organographie végétale ou description raisonnée des organes des plantes*. T. *1*, xx+558 p., Paris : Déterville (1827).

CANDOLLE A.P. (de) – *Physiologie végétale, ou exposition des forces et des fonctions vitales des végétaux*. T. *2*, Paris : Béchet Jeune (1832).

CANDOLLE C. (de) – Observations sur l'enroulement des vrilles. *Arch. d. sciences phys. et nat.* Nouv. Pér., *58*, 5-17 (1877).

CASTLE E.S. and HONEYMAN A.J.M. – The light-growth response and the growth system of Phycomyces. *J. gen. Physiol.*, *18*, 385-397 (1935).

CHOUARD P. – *Types de développement de l'appareil végétatif chez les Scillées*. Thèse Sc. Paris 1930 et *Ann. Sci. nat., Bot.*, 10e série, 131-323 (1931).

CHOUARD P. – Diversité des mécanismes des dormances, de la vernalisation et du photopériodisme, révélée notamment par l'acide gibbérellique. *Bull. Soc. bot. Fr. Mém.*, 51-64 (1956-1957).

CHOUARD P. – Les gibbérellines nouveaux facteurs de croissance des plantes à fleurs. *Rev. hortic.*, n° *2222*, 1792-1803 (1958).

CHOUARD P. – Vernalization and its relations to dormancy. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, *11*, 191-237 (1960).

CHOUARD P. – Rôles respectifs de la gibbérelline et du froid dans la vernalisation. *Eigenschaften und Wirkungen der Gibberelline*, Berlin : Springer (1962).

COMBES R. – *Détermination des intensités lumineuses optima pour les végétaux aux divers stades du développement*. Thèse Sci. Paris 1909 et *Ann. Sci. nat., Bot.*, 9e série, *11*, 75-254 (1910).

COOPER J.P. – The effect of gibberellic acid on a genetic dwarf in *Lolium perenne*. *New. Phytol.*, *57*, 235-238 (1958).

COURTOT Y. – Observations sur le mouvement révolutif de la tige de *Mandevillea suaveolens* Lindl. (Apocynacées). *Ann. sci. Univ. Besançon*, *8*, *Bot. 1*, 3-27 (1953).

COURTOT Y. – Recherches sur la nutation de la première feuille du *Bulbine annua*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, *242*, 274-275 (1955*a*).

COURTOT Y. – Croissance d'une tige volubile de *Mandevillea suaveolens* Lindl. *Ann. sci. Univ. Besançon*, sér. 2, *Bot. 6*, 45-50 (1955*b*).

COURTOT Y. – Etude du mouvement révolutif de la tige de l'*Asparagus medeoloides* (Liliacées). *Ann. sci. Univ. Besançon*, *Bot. 2*, n° 17, 27-37 (1961).

COURTOT Y. – Action de l'acide gibbérellique sur le développement des plantules de *Bulbine annua* (Liliacées). *Eigenschaften und Wirkungen der Gibberelline*, p. 200, Berlin : Springer (1962*a*).

COURTOT Y. – Action de l'acide gibbérellique sur la forme des cladodes de l'*Asparagus medeoloides*. *C. R. Acad. Sci.*, *255*, 1412-1413 (1962*b*).

COURTOT Y. – Action de l'acide gibbérellique sur la structure anatomique de l'*Asparagus medeoloides*. *C. R. Acad. Sci.*, *255*, 2167-2169 (1962*c*).

COURTOT Y. – Périodicité structurale dans la vascularisation des cladodes d'une Asperge. *Phyton*, *11*, Heft 1-2, 64-65 (1964).

COURTOT Y. et BAILLAUD L. – Remarques sur une tige fasciée de *Geranium pyrenaicum*. *Ann. sci. Univ. Besançon*, 2e sér., *Bot. 15*, 43-46 (1960).

DARWIN C. – *Les mouvements et les habitudes des plantes grimpantes*. Trad. R. GORDON, VIII+271 p., Paris : Reinwald (1877).

DARWIN C. – On the movements and habits of climbing plants. *J. linn. Soc. Bot.*, *9*, 1-118 (1867).

DARWIN C. et DARWIN F. – *La Faculté motrice dans les plantes* (trad. par L. HECKEL de *The power of movement in plants*, London 1880), XXVI+599 p., Paris : Reinwald (1882).

DEWEVRE et BORDAGE E. – Sur l'analyse photographique des mouvements des végétaux. *Rev. gén. Bot.*, *4*, 65-78 (1892).

DUVAL-JOUVE J. – Etude histotaxique de ce qu'on appelle les cladodes des *Ruscus*. *Bull. Soc. bot. Fr.*, *24*, 71-85 (1877).

DUTROCHET R. – Coup d'œil général sur les mouvements des végétaux, examen du mécanisme des modes élémentaires de mouvement par incurvation et par torsion. n° *9*, pp. 442-468 des *Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux*, t. *4*, Paris : Baillière (1837).

EAMES A.J. and MACDANIELS L.H. – *An introduction to plant Anatomy*. 2e édit., XVIII+427 p., London : McGraw-Hill (1951).

EICHLER H. – Beiträge zur Morphologie und Systematik der Marantaceen. *Abh. d. königl. Ak. d. Wiss. zu Berlin* (« 1883 »), 1-99 et pl. I-VII (avec un appendice sur les tendances dextres et sénestres) (1884).

EMBERGER L. – *Les végétaux vasculaires*. 2 tomes, 1539 p., Paris : Masson (1960).

ENGLER A. und PRANTL K. – *Pflanzenfamilien*. II. Teil, 5 Abt., 162 p., Leipzig : Engelmann (1888).

ESAU K. – *Plant Anatomy*, XII+735 p., New York : Wiley (1953).

GALSTON A.W. and PURVES W.K. – The mechanism of action of Auxin. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, *11*, 239-276 (1960).

GARNER A.W. and ALLARD H.A. – Effect of the relative lengh of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *J. agric. Res.*, *18*, 553-606 (1920).

GAUDICHAUD C. – Observations sur l'ascension de la sève dans une liane et description de cette nouvelle espèce de *Cissus*. *Ann. Sci. nat.*, 8 p. (sept. 1836).

GAUDICHAUD C. – Recherches générales sur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux. *Mém. Acad. Sci., Savants étrangers*, *8*, 130 p., 18 pl. (1841).

GINIEIS G. – Contribution à l'étude anatomique de Palmiers (1) : la plantule de *Chamaerops humilis*. *Bull. Mus. nation. Hist. nat.*, *22*, 510-517 (1950).

GINIEIS G. – Contribution à l'étude anatomique des plantules de Palmiers (2) : La plantule de *Phoenix canariensis*. *Bull. Mus. nation. Hist. nat.*, *23*, 410-415 (1951).

GOEBEL K. – *Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen*. 3 Auf. 1 bis, 3 Teil, Jena : Fischer (1928-1932).

GRADMANN H. – Die Ueberkrümmungsbewegungen der Ranken. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, *60*, 411-457 (1921).

GRADMANN H. – Bemerkungen zur Windefrage. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, *46*, 348-354 (1928*a*).

GRADMANN H. – Die Lateralwirkung bei den Windepflanze. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, *68*, 46-78, (1928*b*).

GRENIER Ch. – *Flore de la chaîne jurassique*. 1 vol. rel., 1001 p., Besançon : Dodivers (1864-1874).

HABERLANDT G. – *Physiologische Pflanzenanatomie*. 6e édit., XVII+671 p., Leipzig : Engelmann (1924).

HANSTEIN J. – Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkte der Phanerogamen. *Festsch. Niederrhein Ges. Natur., u. Heilkunde*, 109-143 (1868).

HELLER R. – *Cours de Physiologie végétale*, 2e partie : *Croissance et développement*. 193 p., Paris : C.D.U. (1960).

HENDRICKS S.B. – Control of growth and reproduction by light and darkness. *Amer. Scientist*, *44*, 229-247 (1956).

HERVÉ-MANGON – *C. R. Acad. Sci.*, *53*, 243 (1861), cité par SACHS.

HORI S. – Some observations on « bakanae » disease of the rice plant. *Agr. Exp. Stat. Record*, n° *12*(1), 110-119 (1898).

IMURA J. – On the angles between blades and culms in the accelerated rice seedlings caused by *Gibberella Fujikuroi*. *Ann. Phytopath. Soc. Japan*, *10*, n° 1, 48 (1940).

JACQUES-FÉLIX H. – Ignames sauvages et cultivées du Cameroun. *Rev. intern. Bot. appl. Agr. trop.*, *27*, 119-133 (1947).

JOERRENS G. – Nutationsbewegungen bei *Triticum*-Koleoptilen. *Z. bot.*, *47*, 403-429, (1959).

JOYEUX L. – Valeur morphologique du cladode chez les Ruscées. *Mém. Acad. roy. Belgique*, *9* (1928*a*).

JOYEUX L. – Recherches anatomiques, systématiques et éthologiques sur les *Asparagus*. *Mém. Acad. roy. Belgique*, *10*, 1-44 (1928*b*).

KAUSSMANN B. – Histogenetische Untersuchungen an Flachsprossen. *Bot. Arch.*, *43*, 531 (1942).

KAUSSMANN B. – *Histogenetische Untersuchungen zum Flachsprossproblem*. 136 p., Jena : Fischer (1955).

KAWARADA A. and SUMIKI Y. – Occurrence of gibberellin A_1 in water sprouts of *Citrus*. *Bull. agricult. chem. Soc. Jap.*, *23*, 343-344 (1959).

KNAPP R. – Verzeichnis von Veröffentlichungen über Gibberelline. *Eigenschaften und Wirkungen der Gibberelline*, 228-271, Berlin : Springer (1962).

KNIGHT T.A. – On the motions of the tendrils of plants, in a letter to the right Hon. Sir Joseph Banks, Bart. K.B.P.R.S. *Philosoph. transact of the royal soc. London*, part. II, 314-320 (1812).

KNUTH R. – *Dioscoreaceae*. 387 p., n° IV/43 de *Das Pflanzenreich* d'A. ENGLER, Leipzig : Engelmann (1924).

KOCH L. – Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, *25*, 380-488 (1893).

KRAUS G. – *in : Jahrb. für. wiss. Bot.*, *VII*, p. 209 (1869-1870).

KUROSAWA E. – Experimental studies on the secretion of *Fusarium heterosporum* on rice plants. *Trans. Natl. Hist. Soc. Formosa*, *16*(87), 213-227 (1926).

LAGRÈZE-FOSSAT A. – Note sur un mode de multiplication du *Convolvulus sepium*. *Bull. Soc. bot. Fr.*, *2*, 145-147 (1855).

LANG A. – Bolting und flowering in biennial *Hyoscyamus niger*, induced by gibberellin. *Physiol. Plant*, *31*, XXXV (1956*a*).

LANG A. – Stem elongation in a rosette plant, induced by gibberellic acid. *Naturwissenschaften*, *43*, 257-258 (1956*b*).

LANG A. – Induction of flower formation in biennial *Hyoscyamus* by treatment with gibberellin. *Naturwissenschaften*, *43*, 284-285 (1956*c*).

LEBEDENKO L.A. – Influence of gibberellin on the activity of the apical meristems of some plants. *Bot. J.*, *44*, 215-220 (1959).

LOISEAU J. – Observations et expérimentations sur la phyllotaxie et le fonctionnement du sommet végétatif chez quelques Balsaminacées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 11e sér., *20*, 1-214 (1959).

LONA F. – Brief account on the physiological activities of gibberellic acid and other substances in relation to photothermal conditions. *Publ. U.I.B.S.* (B), *34*, 141-167 (1959*a*).

LONA F. – Some aspects of photothermal and chemical control of flowering. *In : Photoperiodism and related phenomena*, 351-358, Washington (1959*b*).

LONA F., BOCCHI A., BORGHI R. e PERI A. – Portamento rampicante volubile provocato in alcune piante, dal trattamento con acido gibberellico. *Nuov. Giorn. bot. ital.*, *63 :* 4, 496-506 (1956).

LUBBOCK J. – *A contribution to our knowledge of seedlings*. 2 vol., 608 p. et 646 p., London : Kegan (1892).

MacDOUGAL D.T. – The influence of light and darkness upon growth and development. *Mem. N.Y. bot. Garden, 2*, 1-319 (1903).

MAIGE A. – *Recherches biologiques sur les plantes rampantes.* Thèse Sci. Paris, VI+117 p., Paris : Masson et *Ann. Sci. nat. Bot.*, sér. 8, *11*, 249-364 (1900).

MAILLEFER A. – Nouvelle étude expérimentale sur le géotropisme et essai d'une théorie mathématique de ce phénomène. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, sér. 5, *48*, 411-537 (1913).

MANGE M. – Etude de la croissance de *Cicer arietinum* et des modifications induites par traitement gibbérellique. *Dipl. Etudes Sup. Besançon*, 90 p. (1961).

MANGE M. – Sur les mouvements révolutifs de la tige de *Cicer arietinum* traitée par l'acide gibbérellique. *Ann. sci. Univ. Besançon*, 2e sér., Bot. *18*, 125-136 (1962).

MANGE M. – Action de l'acide gibbérellique sur *Trifolium repens* L. : observations sur quelques modifications morphologiques, physiologiques et anatomiques. *Ann. sci. Univ. Besançon*, 2e sér., *bot. 19*, 43-53 (1963).

MARCHAL J. – Etude de l'action de l'acide gibbérellique sur la croissance et l'anatomie du *Lactuca saligna* (var. annuelle) et des mouvements de circumnutation. *Dipl. d'Etudes Sup. Besançon*, 94 p. (1961).

MARCHAND G. – Action de l'acide gibbérellique sur de jeunes plants de *Mercurialis annua*. Modifications morphologiques et éventuellement induction de mouvements révolutifs. *Dipl. Etudes Sup. Besançon*, 70 p. (1961).

MELIN D. – Evolution des flavonoïdes lors du vieillissement dans *Periploca graeca*. I. Rameaux volubiles. *Ann. sci. Univ. Besançon*, 2e sér., *Bot. 19*, 55-60 (1963*a*).

MELIN D. – Sur la présence probable dans *Periploca graeca* de dérivés de depside d'acides cinnamiques. *Ann. sci. Univ. Besançon*, 2e sér., *Bot. 19*, 61-65 (1963*b*).

METCALFE C.R. and CHALK L. – *Anatomy of the Dicotyledons, leaves stem and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses.* 2 vol., LXIV+1500 p., Oxford : Clarendon Press (1950).

MIEGE J. – Caractères du *Dioscorea minutiflora* Engl. *Rev. intern. Bot. appl. Agric. trop., 30*, 428-432 (1950).

MIEGE J. – *Contribution à l'étude systématique des Dioscorea ouest-africains.* Thèse Sci. Paris, 266 p. (1952).

MILLET B. – Périodicité de la longueur des entre-nœuds de la Fève. *Colloque (Rythmes biologiques) du 5e Congrès intern. de Médecine néohippocratique*, Montpellier (1962).

MILLET B. – Action de l'acide gibbérellique sur deux variétés de Fève *(Vicia faba* L.) cultivées en serre ou en conditions uniformes. Etude comparée de la morphologie et de la croissance. *Ann. sci. Univ. Besançon, 20*, 47-62 (1964).

MIRBEL. – (cité par DUVAL-JOUVE).

MOHL H. – *Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen, eine gekrönte Preisschrift.* VIII+152 p., Tübingen : Laupp (1827).

MONNIER Y. et BAILLAUD L. – Caractères morphologiques et anatomiques de tiges de *Phaseolus vulgaris* rendues volubiles par l'acide gibbérellique. *C.R. Acad. Sci., 251*, 425-426 (1960).

MOQUIN-TANDON A. – *Eléments de tératologie végétale ou histoire abrégée des anomalies de l'organisation dans les végétaux.* Paris : Loss (1841).

MÜLLER F. – Ueber das Holz einiger um Desterro wachsenden Kletterpflanzen. *Bot. Ztg., 24*, 57-65, 65-69 (1866).

MÜLLER F. – Notes on some of the climbing-plants near Desterro in South Brazil. *J. linnean Soc. (Botany), 9*, 344-349 (1867).

MÜLLER F. – Die Bewegung des Blüthenstieles von *Alisma. Jenaische Zeitsch. f. Medicin und Naturw., 5*, 133-137 (1870).

MÜLLER F. – Zweigklimmer. *Kosmos, 12*, 321-329 (1882-1883).

MURAKAMI Y. – A paper chromatographic survey of gibberellins and auxins in immature seeds of Leguminous plants. *Bot. Mag. Tokyo, 72*, nº 848, 36-43 (1959*a*).

MURAKAMI Y. – The occurrence of gibberellins in mature dry seeds. *Bot. Mag. Tokyo, 72*, nº 857-858, 438-442 (1959*b*).

NÄGELI C. – Dickenwachsthum des Stengels bei den Sapindaceen. München (1864).

NETOLITZKY L. – Anatomie der Angiospermensamen. 364 p., II Abt., 2. Teil, Bd. X du *Handb. der Pflanzenanatomie* (Linsbauer), Berlin : Borntraeger (1926).

NEWCOMBE F.C. – Sensitive life of *Asparagus plumosus.* A morphophysiological study. *Beih. z. Botan. Centralbl., 31*, 1re partie, 13-42 (1913 paru 1914).

NICHOLSON. – Dictionnaire d'horticulture et de jardinage (traduit par MOTTET) Paris (1892-1893).

NITSCH J.P. et NITSCH C. – Séparation chromatographique des auxines de l'ovule fécondé de Haricot à différents stades de son développement. *Bull. Soc. bot. Fr., 102*, 528-538 (1955).

NOLL F. – Bemerkung zu Schwendener's Erwiderung auf die Wortmann'sche Theorie des Windens. *Bot. Ztg., 44*, colonnes 738-740 (1886).

NOLL F. – « Physiologie » in : *Lehrbuch der Botanik für Hochschülen*, 1re à 9e éd., Jena : Fischer (1894-1908).

OBATON M. – *Les lianes ligneuses à structure anormale des forêts denses d'Afrique Occidentale.* Thèse Fac. Sci., Paris, 220 p. (1957).

PALM L.H. – *Ueber das Winden der Pflanzen, eine botanisch-physiologische Abhandlung, welche von der medicinischen Facultät der Universität Tübingen im Jahr 1826 als Preisschrift gekrönt wurde.* VIII + 104 p., Stuttgart : Löflund (1827).

PERNEY J.P. – Etude de l'action de l'acide gibbérellique sur la croissance et l'anatomie de plants de la variété naine de *Zinnia elegans* et étude des mouvements de circumnutation présentés par les plantes traitées. *Dipl. Etudes Sup., Besançon*, 72 p. (1959).

PERNEY J.P. – Nouvelle contribution à l'étude des mouvements révolutifs de *Lygodium japonicum. Ann. sci. Univ. Besançon*, 2e sér., *Bot. 18*, 115-123 (1962).

PFEFFER W. – *Physiologie végétale, étude des échanges de substance et d'énergie dans la plante*, trad. sur la 2e édit. par FRIEDEL, 900 p., Paris : Steinheil (1912).

PHINNEY B.O. and WEST C.A. – Gibberellins as native plant growth regulators. *Ann. Rev. Plant Physiol., 11*, 411-436 (1960).

PHINNEY B.O. and WEST C.A. – Gibberellins and plant growth. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, XIV, 1185-1227, Berlin : Springer (1961).

PILET E. et BAILLAUD L. – Activité des auxines-oxydases et circumnutation des tiges du *Phaseolus multiflorus. C.R. Acad. Sci., 244*, 1530-1531 (1957).

PLANTEFOL L. – Hélices foliaires, point végétatif et stèle chez les Dicotylédones. *Rev. gén. Bot., 49*, 81 (1947).

PLANTEFOL L. – Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle : la théorie des hélices foliaires multiples. *Ann. Sci. nat. Bot.*, sér. 11, *7*, 153-299 ; *8*, 1-71 (1946).

PLANTEFOL L. – Structure et fonctionnement du méristème terminal de la tige. Rapport introductif. *Bull. Soc. bot. Fr., Mém., 41*, 3-14 (1962).

PRAIN D. and BURKILL I.H. – A synopsis of the Dioscoreas of the Old world, Africa excluded, with descriptions of new species and of varieties. *J. and Proceed. of the asiatic Soc. of Bengal*, N.S., *10* (1), 5-41 (1918).

PRIESTLEY J.H. – Light and growth. I. The effect of brief light exposure upon etiolated plants. *New Phytol., 24*, 271-283 (1926*a*).

PRIESTLEY J.H. – Light and growth. II. On the anatomy of etiolated plants. *New Phytol., 25*, 145-170 (1926*b*).

PUTOT J.P. – Etude de la structure anatomique, de la croissance et des mouvements de la tige feuillée de *Rubia tinctorum* et des modifications produites par l'acide gibbérellique. *Dipl. Etudes Sup. Besançon*, 64 p. (1962).

QUANTIN A. – Les mouvements révolutifs des vrilles de Passifloracées. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs, 52*, 29-34 (1946-1948 paru 1949).

QUANTIN A. – Les mouvements révolutifs des vrilles simples de Légumineuses. *Ib. 53*, 59-64 et *Ann. sci. Univ. Besançon, 5, Bot. 1*, 29-34 (1950*a*).

QUANTIN A. – Contribution à l'étude de la nutation des vrilles simples de Légumineuses, *Ann. sci. Univ. Besançon, 5*, Bot. 2, 7-16 (1950*b*).

QUANTIN A. – La nutation des vrilles de Passifloracées en présence de tuteurs. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs, 54*, 91-100 (1950) et *Ann. sci. Univ. Besançon, 6-7*, Bot. 2, 45-54 (1951).

QUANTIN A. – Contribution à l'étude de la nutation des vrilles de Passifloracées. *Ann. sci. Univ. Besançon, 6-7*, Bot. 1, 11-15 (1952*a*).

QUANTIN A. – Nouvelle contribution à l'étude des mouvements révolutifs des vrilles simples de Légumineuses. *Ann. sci. Univ. Besançon, 6-7*, Bot. 1, 17-23 (1952*b*).

QUANTIN A. – Note préliminaire sur les mouvements des vrilles ramifiées de Légumineuses. *Ann. sci. Univ. Besançon, 6-7*, Bot. 1, 25-28 (1952*c*).

RAUNKIAER C. – Types biologiques pour la géographie botanique. *Oversigt oven det kong. danske Vidensk. selsk. Forhandl., Bull. Acad. roy. Sc. l. Danemark*, n° *5*, 347-437 (1905).

RAWITSCHER F. – Bewegungsstudien an *Asparagus plumosus. Z. f. Bot. 23*, 537-569 (1930).

RAY J. – *Historia plantarum, species hactenus editas aliasque insuper multas noviter inventas et descriptas complectens.* 3 vol., London (1686-1704).

ROSKAM A. – La structure des tiges grimpantes comparée à celle des tiges dressées. *Acad. roy. Belgique, Cl. Sci., Mém. coll.*, sér. 2, 8(9), 1-53, (séance du 17 août 1925).

ROTHERT W. – Ueber Heliotropismus. *Beitr. Biol. Pflanzen* (Cohn), *7*, n° 1, V-VIII, 1-212 (1894).

ROUSSEL L. – Recherches théoriques et pratiques sur la répartition en quantité et en qualité de la lumière dans le milieu forestier ; influence sur la végétation. *Ann. sci. Univ. Besançon, 8, Bot. 3*, 1-102 (1953).

ROUSSEL C. – Etude de l'action de l'acide gibbérellique sur la croissance et les mouvements de *Taraxacum officinale* (composée liguliflore). *Dipl. Etudes Sup. Besançon* (1963).

ROYER Ch. – *Flore de la Côte-d'Or avec détermination par les parties souterraines.* T. 1, 364 p., Paris : Savy (1881).

SACHS J. – *Traité de Botanique conforme à l'état présent de la science.* Trad. de l'allemand sur la 3e édit. et annoté par Ph. Van TIEGHEM, 1120 p., Paris : Savy (1874).

SACHS R.M. and LANG A. – Effect of gibberellin upon cell division in biennial *Hyoscyamus niger. Plant Physiol., 32*, suppl. p. XLVII (1957*a*).

SACHS R.M. and LANG A. – Effect of gibberellin on cell division in *Hyoscyamus. Science, 125*, 1144-1145 (1957*b*).

SAINT-HILAIRE A. (de) – *Leçons de Botanique, comprenant principalement la morphologie végétale.* 912 p., Paris : Loos (1841).

SAINT-PIERRE G. (de) – (Observations après la communication de A. LACREZE-FOSSAT). *Bull. Soc. bot. Fr., 2*, 147-148 (1855).

SALAGEANU N. – Ueber die elastische und plastische Dehnbarkeit von windenden Sprossen und deren Rolle beim Windevorgange. *Acad. roumaine, Bull. Sect. scient., 27*(3), 306-323 (1945).

SALAGEANU N. – Sur la plasticité et l'élasticité des tiges de plantes volubiles. *Ibid., 28*(7), 487-500 (1946).

SALAGEANU N. – Sur la répartition de l'auxine dans les tiges des plantes volubiles. *Acad. Republ. popul. romine, Bull. scient., 30* (10), 674-694 (1948).

SAWADA K. – Diseases of agricultural products in Japan. *Formosan Agriculture Review* (Taivan Nojiho), n° *63*, pp. 10 et 16 (1912).

SCHENCK H. – Beiträge zur Biologie der Lianen. *Botanische Mittheilungen aus den Tropen herausgegeben* von A.F.W. SCHIMPER, fasc. *4*, XV+253 p. (1892).

SCHENCK H. – Beiträge zur Anatomie der Lianen. *Ibid.*, fasc. *5*, XIV+271 p. (1893*a*).

SCHENCK H. – Ueber den Einfluss von Torsionen und Biegungen auf das Dickenwachsthum einiger Lianenstämne. *Flora, 77*, 313-326 (1893*b*).

SCHENCK H. – Ueber die Zerklüftungsvorgänge in anomalen Lianensämmen. *Jahrb. f. wiss. Bot., 27*, 581-612 (1895).

SCHENCK H. – Lianen. Pp. 176-185 du t. *6* du *Handvörterbuch der Naturwissenschaften*, Jena : Fischer (1912).

SCHLITTLER J. – Blütenartikulation und Phyllokladien der Liliaceae organphylogenetisch betrachtet. I. Teil : Die Blütenartikulation als Zeichen reduzierter Organe. II. Teil : Die Phyllokladien der Asparageen als echte Blätter. *Feddes Repertorium, 55*, 154 (1953).

SCHMIDT A. – Histologische Studien an Phanerogamen Vegetationspunkten. *Bot. Arch., 8*, 345-404 (1924).

SCHUMACHER W. – Physiologie. *In* « *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen* », Jena : Fischer (1958).

SHIMADA S. – Further studies on the nature of the growth promoting substance excreted by the « bakanae » fungus. *Ann. Phytopathol. Soc. Japan, 2*, 442-452, (1932).

SKJEGSTAD K.R. – The anatomical basis for the gibberellin response in *Zea mays. Abstr. Bot. Soc. am. A.I.B.S.M.*, p. 19 (1957).

SKJEGSTAD K.R. – *The cytological basis of the gibberellin response in dwarf mutants of Zea mays* L. Ph. D. Dissertation Univ. Cal., Los Angeles (1960).

SOLEREDER H. – *Systematische Anatomie der Dicotyledonen, ein Handbuch für Laboratorien der Wissenschaftlichen und angewandten Botanik.* 4 livraisons et 1 suppl., Stuttgart : Enke (1898-1908).

STODOLA F.H. – *Source book on gibberellin, 1828-1957.* Agricultural Research Service, U.S. Department of Agriculture, Peoria, Ill. (1958).

STOLWIJK J.A.J. – Photoperiodic and formative effects of various wavelength regions in *Cosmos bipinnatus, Spinacia oleracea, Sinapis alba* and *Pisum sativum.* I, II. *Proc. kon. Ned. Akad. v. wetensch., 55*, 489-502 (1952).

STOLWIJK J.A.J. – Wave length dependence of photomorphogenesis in plants. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen, 54*, 181-244 (1954).

STOLWIJK J.A.J. and ZEEVAART J.A.D. – Wave length dependence of different light reactions governing flowering in *Hyoscyamus niger*. *Proc. kon. Ned. Akad. v. wetensch.*, *58*, 386-396 (1955).

STOWE B.B. and YAMAKI T. – The history and physiological action of the gibberellins. *Ann. Rev. Physiol.*, *8*, 181-216 (1957).

TAVANT H. – Action de diverses concentrations d'acide gibbérellique sur le développement du *Begonia gracilis*. *Ann. Sci. Univ. Besançon*, 2e sér., Bot., *17*, 51-61, (1961).

TEODORESCO E.C. – La volubilité à l'obscurité. *Rev. gén. Bot.*, *37*, 212-274 (1925).

TEODORESCO E.C. – Nouvelles observations sur la volubilité. à l'obscurité *Ann. sci. Univ. Jassy*, Sect. 2 (Sc. nat.), *28*(1), 84-130 (1942).

TROLL W. – *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Berlin : Borntraeger (1937-1939).

TRONCHET A. – Observation vitale des ponctuations tactiles des vrilles de *Bryonia dioica* Jacq. *C. R. Acad. Sci. Paris*, *201*, 1141-1143 (1935).

TRONCHET A. – Observations sur les ponctuations tactiles des Cucurbitacées. *Rev. Cytol. et Cytophysiol. végét.*, *2*, 55-66 (1936).

TRONCHET A. – Observations sur les papilles épidermiques hémisphériques ou lenticulaires des vrilles de *Ecremocarpus scaber*. *Rev. Cytol. et Cyto physiol. végét.*, *3*, 1-22 (1938*a*).

TRONCHET A. – Excitation mécanique directe des cellules papilleuses des vrilles de *Ecremocarpus scaber*. *C.R. Acad. Sci.*, *206*, 71-73 (1938*b*).

TRONCHET A. – Sur les propriétés optiques des cellules papilleuses des vrilles de *Ecremocarpus scaber*. *C. R. Acad. Sci.*, *206*, 367-368 (1938*c*).

TRONCHET A. – Sur les propriétés optiques des « ponctuations tactiles » des vrilles de Cucurbitacées. *Ann. Univ. Lyon, Sci. nat.*, Sect. C., 2-15 (1941).

TRONCHET A. – Techniques pour l'étude du mouvement des vrilles. *Ann. Univ. Lyon*, 3e sér., *Sci. nat.*, 17 p. (1942).

TRONCHET A. – Le comportement des vrilles en présence de tuteurs. *Bull. Soc. bot. Fr.*, *92*, 147-152 (1945).

TRONCHET A. – Sur l'existence de concordances dans les variations de cote de hauteur, de rayon efficient et de vitesse, au cours de la nutation révolutive des vrilles. *Ann. Univ. Lyon, Sci. nat.*, 17 p. (1946*a*).

TRONCHET A. – Suite de nos observations sur le comportement des vrilles en présence de tuteurs. *Bull. Soc. bot. Fr.*, *93*, 13-19 (1946*b*).

TRONCHET A. – Caractéristiques comparées de la croissance et du mouvement révolutif des tiges volubiles ; intervention éventuelle d'un mécanisme hormonal. *8e Cong. intern. Bot.*, Paris 1954 et *commun. parvenues avant le Congrès*, section *11*, 163-164 (1954).

TRONCHET A. – Une nouvelle contribution à la connaissance des mouvements révolutifs. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, *60* et *Ann. sci. Univ. Besançon*, 2e sér., *Bot. 14*, 81-86 (1960*a*).

TRONCHET A. – Présentation d'un film sur la croissance de plants de *Zinnia elegans* et les modifications de croissance induites par traitement à l'acide gibbérellique. *Bull. Soc. franç. Physiol. vég.*, *6*, n° 1, 65 (1960*b*).

TRONCHET A. – L'acide gibbérellique et la circumnutation provoquée des tiges de *Zinnia*. *Rev. hort. (Ann. Soc. nation. Hort. de Fr.)*, *132*, n° 2238, 2319-2321 (1960*c*).

TRONCHET A. – Périodicité et nutation révolutive des vrilles. *Ann. sci. Univ. Besançon*, 2e sér., Bot. 12, 71-80 (1960*d*).

TRONCHET et TRONCHET Mme J. – Sur deux méthodes nouvelles de représentation graphique et d'analyse du mouvement des vrilles. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, n° 1, 8-13 et n° 2, 19-28 (1944).

TRONCHET A. et TRONCHET Mme J. – Remarques sur les variations de cote de hauteur et de vitesse dans le mouvement révolutif des vrilles. *C.R. Acad. Sci.*, *221*, 427-428 (1945*a*).

TRONCHET A. et TRONCHET Mme J. – La nutation des vrilles est-elle influencée par les tuteurs ? *Ibid.*, *221*, 451-455 (1945*b*).

TRONCHET A. et TRONCHET Mme J. – Sur la vitesse des vrilles. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, *9-10*, 189-195 (1945*c*).

TRONCHET A. et TRONCHET Mme J. – Etude comparée du mouvement révolutif des tiges volubiles et des vrilles. *Ann. sci. Franche-Comté*, *1*, 57-69 (1946).

TRONCHET A. et TRONCHET Mme J. – Remarques sur les oscillations de la cote de hauteur dans la nutation des vrilles. *Ibid.*, *2*, 3-13 (1947).

TRONCHET A. et TRONCHET Mme J. – Sur la possibilité d'une influence des tuteurs sur le mouvement d'exploration des vrilles. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, *52* (1946-1948), 37-48 (1949).

TRONCHET A. et TRONCHET Mme J. – Comparaison des nutations révolutives des branches de vrilles ramifères. *Ann. sci. Univ. Besançon*, *5*, Bot. 1, 5-6 (1950*a*).

TRONCHET A. et TRONCHET Mme J. – Les mouvements révolutifs de la tige de Cuscute. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs* (1949), *53*, 51-58 et *Ann. sci. Univ. Besançon*, *5*, Bot. 1, 21-28 (1950*b*).

TRONCHET A. et TRONCHET Mme J. – Description schématique de la nutation des vrilles. *C.R. Acad. Sci.*, *233*, 817-819 (1951*a*).

TRONCHET A. et TRONCHET Mme J. – Représentation schématique des révolutions d'une vrille. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, *54* (1950), 77-80 et *Ann. sci. Univ. Besançon*, *6-7*, Bot. 2, 31-34 (1951*b*).

TRONCHET A. et TRONCHET Mme J. – Nutation des vrilles ramifiées. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, *54*, 87-89 (1950) et *Ann. sci. Univ. Besançon*, *6-7*, Bot. 2, 41-43 (1951*c*).

TRONCHET A., TRONCHET Mme J. et CRINQUAND Mlle E. – Sur deux modes de ralentissement dans le mouvement révolutif des vrilles. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, *54*, 81-85 (1950) et *Ann. sci. Univ. Besançon*, *6-7*, Bot. 2, 35-39 (1951 paru 1952).

TRONCHET A., TRONCHET Mme J. et PERNEY J.P. – Sur les mouvements révolutifs de la tige de *Zinnia elegans* induits par l'acide gibbérellique. *C.R. Acad. Sci.*, *250*, 576-578 (1960*a*).

TRONCHET A., TRONCHET Mme J. et PERNEY J.P. – Modifications de croissance et mouvements révolutifs de plants de *Zinnia elegans* traités par l'acide gibbérellique. *85e Congr. des Soc. sav.*, Chambéry, 419-425 (1960*b*).

TRONCHET A., TRONCHET Mme J. et MARCHAL J. – Transformations de feuilles en vrilles par traitement gibbérellique *(Lactuca saligna* var. annuelle). *C.R. Acad. Sci.*, *252*, 2927-2929 (1961).

TRONCHET A., TRONCHET Mme J., BRESSOT J.M., MARCHAND G. et BLANC Mlle B. – Sur les mouvements révolutifs des tiges traitées par l'acide gibbérellique. *Ann. sci. Univ. Besançon*, 2e sér., *Bot. 17*, 3-26 (1961).

TRONCHET A., TRONCHET Mme J. et PUTOT J.P. – Action de l'acide gibbérellique sur *Rubia tinctorum* L. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, *64*, 17-18 (1962).

TRONCHET A., TRONCHET Mme J. et ROUSSEL C. – Influence du traitement gibbérellique sur la morphologie, la structure anatomique, la croissance et les mouvements de *Taraxacum officinale* Weber. *Ann. sci. Univ. Besançon*, 2e sér., *Bot. 19*, 3-20 (1963).

TRONCHET A. et MARCHAL J. – Action de la gibbérelline sur la croissance et les mouvements de *Lactuca saligna* L. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, *62*, n° 4, 99-100 (1959-1960).

TRONCHET A. et MARCHAL J. – Modifications anatomiques et physiologiques induites sur des plants de *Lactuca saligna* par traitement gibbérellique. *86e Congr. Soc. sav. Montpellier*, 527-537 (1961).

TRONCHET Mme J. – Quelques remarques sur la nutation de jeunes tiges de *Cuscuta*. *Ann. sci. Univ. Besançon*, *8*, *Bot. 1*, 28-32 (1953).

TRONCHET Mme J. – Nutation de jeunes tiges de Cuscute en présence de tuteurs ; observations suivies de contact. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, *56*, 75-79 et *Ann. sci. Univ. Besançon*, Sér. 2, *Bot. 2* (1954*a*).

TRONCHET Mme J. – Données statistiques sur les modifications du mouvement révolutif de jeunes tiges de Cuscute paraissant liées à la mise en place d'un tuteur. *Ibid.*, 80-84 (1954*b*).

TRONCHET Mme J. – Le sens du mouvement révolutif des vrilles de Cucurbitacées. *Ann. sci. Univ. Besançon*, Sér. 2, *Bot. 1*, 11-17 (1954*c*).

TRONCHET Mme J. – Le mouvement de circumnutation libre des tiges volubiles est-il hélicoïdal ? *Ibid.*, 19-24 (1954*d*).

TRONCHET Mme J. – Formation de pigments anthocyaniques dans les organes ou régions non volubiles des plantes grimpantes. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, *62*, n° 3, 65-66 (1959-1960).

TRONCHET Mme J. – Contribution à l'étude par chromatographie sur papier des flavonoïdes de *Passiflora coerulea* (vrilles stimulées et non stimulées, tiges). *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, *62*, n° 2, 45-88 (1960*a*).

TRONCHET Mme J. – Etude par chromatographie sur papier des modifications biochimiques réversibles induites par la stimulation de contact dans les vrilles d'*Echinocystis Wrightii*. *Ann. sci. Univ. Besançon*, Sér. 2, *Bot. 15*, 75-80 (1960*b*).

TRONCHET Mme J. – Etude par chromatographie sur papier de modifications biochimiques réversibles liées aux réactions thigmotropiques des vrilles d'*Echinocystis Wrightii*. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.*, *6*, 57-58 (1960*c*).

TRONCHET Mme J. – Etude par chromatographie sur papier des flavonoïdes de *Convolvulus sepium*, dans les flagelles volubiles, les tiges rampantes et les tiges rampantes devenues volubiles par traitement gibbérellique. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, *62*, 101-104 (1960*d*).

TRONCHET Mme J. – Action de l'acide gibbérellique sur des tiges rampantes de *Convolvulus sepium*. Volubilisme et modifications du contenu biochimique, étude par chromatographie sur papier. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.*, *6*, 168-169 (1960*e*).

TRONCHET Mme J. – Sur la présence d'hétérosides des flavonols kaempferol et quercétine dans des vrilles et tiges volubiles. Etude par chromatographie sur papier. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.*, *6*, 99-100 (1960*f*).

TRONCHET Mme J. – Etude par chromatographie sur papier des flavonoïdes d'espèces « réfractaires » à un traitement gibbérellique. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, *63*, 39-43 (1961*a*).

TRONCHET Mme J. – Etude par chromatographie sur papier d'une substance inhibitrice présente dans les tiges rampantes de *Convolvulus sepium*. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, *63*, 11-13 (1961*b*).

TRONCHET Mme J. – Quelques propriétés d'une substance inhibitrice présente dans les tiges rampantes de *Convolvulus sepium*. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.*, *7*, 49-50 (1961*c*).

TRONCHET Mme J. – Comparaison par chromatographie sur papier des flavonoïdes de plants témoins et gibbérellinés (*Mercurialis annua* et *Lactuca saligna*). *Ann. sci. Univ. Besançon*, *Bot. 17*, 65-70 (1961*d*).

TRONCHET Mme J. – Comparaison par chromatographie sur papier du contenu en flavonoïdes de tiges libres et de spires haustoriales de *Cuscuta japonica*. *Ann. sci. Univ. Besançon*, Sér. 2, *Bot. 18*, 101-107 (1962).

TRONCHET Mme J. et MELIN D. – Comparaison par chromatographie sur papier des flavonoïdes de flagelles de plantes volubiles (*Convolvulus sepium* et *Periploca graeca*). *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, n° *64*, 441-47 (1962).

TURPIN J.J.P. – *Iconographie* (cité par DUVAL-JOUVE), (1820).

ULEHLA V. – Studien zur Lösung des Windeproblems. *Bot. Not.*, 1-30 (1920).

TIEGHEM Van Ph. – *Traité de Botanique*, 1656 p., Paris : Savy (1884).

WENCK S. – Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Assimilationsorgane von *Semele*, *Ruscus*, *Danaë* und *Myrsiphyllum*. *Beih. bot. Zbl.*, *53*, 1 (1935).

WENT F.A.F.C. – Wachstum. *In* KOSTYTCHEW S. – *Lehrbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. *II*, S. 254-323 (1931).

WEST C.A. and MURASHIGE K.H. – The isolation of gibberellin A_1 and bean factor II and the chemical properties of other gibberellin-like factors in beans and peas. *Phys. Plant.*, *33*, XXXVIII (1958).

WEST C.A. and PHINNEY B.O. – Gibberellins from flowering plants. I. Isolation and properties of a gibberellin from *Phaseolus vulgaris* L. *J. am. Chem. Soc.*, *81*, 2424-2427 (1959).

WESTERMAIER M. and AMBRONN H. – Beziehungen zwischen Lebensweise und Struktur der Schling- und Kletterpflanzen. *Flora*, *64* (27), 417-430 (1881).

WIESNER J. – Die heliotropischen Erscheinungen in Pflanzenreich. *Densk. den K. Akad. der Wiss.*, *XXXIX* (1879) et *XLIII* (1882).

WIESNER J. – *Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Eine kritische Studie über das gleichamige Werk von Charles* DARWIN *nebst neuen Untersuchungen*. VI + 212 p., Wien : Hödler (1881).

WITTVER S.H. and BUKOVAC M.J. – Gibberellins, new chemicals for crop production. Michigan State Univ. *Quart Bull. Agr. Exp. Station*, *39*, n° 3, 469-494 (1957).

WORTMANN J. – Ueber die Natur den rotirenden Nutation der Schlingpflanzen. *Bot. Ztg.*, *44*, colonnes 617-625, 633-642, 649-659, 664-673, 681-690 (1886*a*).

WORTMANN J. – Erwiderung. *Ber. d. dt. bot. Ges.*, *4*, 414-421 (1886*b*).

WORTMANN J. – Theorie des Windens. *Bot. Ztg.*, *44*, colonnes 273-283, 289-298, 305-316, 328-338, 344-355, 361-366 (1886*c*).

WORTMANN J. – Einige Bemerkungen zu der von SCHWENDENER gegen meine Theorie des Windens gerichterten Erwiderung. *Ibid. 44*, colonnes 601-612 (1886*d*).

WORTMANN J. – Ueber die rotirenden Bewegungen der Ranken. *Ibid. 45*, colonnes 49-55, 65-72, 81-86, 97-100, 113-120, 138-141 (1887*a*).

WORTMANN J. – Zur Kenntnis der Reizbewegungen. *Ibid.*, *45*, colonnes 785-794, 801-812, 817-826, 833-843 (1887*b*).

YABUTA T. and SUMIKI Y. – Communication on to the editor. *J. agr. chem. Soc. Japan*, *14* (171), 1526 (1938).

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS 5

INTRODUCTION 5

PREMIÈRE PARTIE

LES PLANTULES

CHAPITRE I. **Etude morphologique des plantules du *Bulbine annua* et de l'*Asparagus medeoloides*** 7

A) Généralités sur les embryons et les plantules de Monocotylédones 7

B) Recherches personnelles 8

Conclusion 11

CHAPITRE II. **Plantules tératologiques d'*Asparagus medeoloides*** 11

A) Plantules présentant deux tiges principales 11

B) Plantule dont la portion inférieure de la tige est fasciée rubanée 13

Conclusion 13

DEUXIÈME PARTIE

CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT DU BULBINE ANNUA *ET DE L'*ASPARAGUS MEDEOLOIDES
ACTION DE L'ACIDE GIBBÉRELLIQUE

CHAPITRE III. **Historique** 14

A) Découverte et isolement des gibbérellines 14

B) Propriétés physiologiques des gibbérellines 15

CHAPITRE IV. **Matériel et conditions expérimentales** 16

CHAPITRE V. **Etude de la croissance du *Bulbine annua* et des modifications provoquées par un traitement gibbérellique** 17

A) Courbes de croissance de la première feuille végétative 17

B) Modifications morphologiques provoquées par le traitement gibbérellique 19

Conclusion 19

CHAPITRE VI. **Etude biométrique de la croissance de l'*Asparagus medeoloides*. Modifications induites par le traitement gibbérellique** 19

A) Courbes de croissance globale 20

B) Courbes d'accroissement journalier 21

C) Diagrammes de la longueur finale des entre-nœuds 24

D) Essai d'interprétation 26

Conclusion 27

CHAPITRE VII. **Modifications morphologiques et anatomiques provoquées chez l'*Asparagus medeoloides* par un traitement gibbérellique** 27

A) Action de l'acide gibbérellique sur les cladodes 27

B) Action de l'acide gibbérellique sur la structure anatomique de la tige de l'*Asparagus medeoloides* 31

Conclusion 32

TROISIÈME PARTIE

INFLUENCE DE LA LUMIÈRE SUR LE DÉVELOPPEMENT DE L'ASPARAGUS MEDEOLOIDES

CHAPITRE VIII. **Historique** 33

CHAPITRE IX. **Matériel et conditions expérimentales** 35

A) Source lumineuse 35

B) Intensité lumineuse et éclairement 36

C) Unités d'éclairement 36

D) Dispositif expérimental et mesures 36

CHAPITRE X. **Etude biométrique de la croissance de l'*Asparagus medeoloides* sous différents éclairements** .. 37

A) Courbes de croissance individuelle 37

B) Courbe de croissance moyenne 41

C) Courbes d'accroissement moyen 43
D) Répartition de la croissance 44
Conclusion 46

CHAPITRE XI. **Variations morphologiques et anatomiques provoquées chez l'*Asparagus medeoloides* par différents éclairements** 47
A) Caractères morphologiques 47
B) Caractères anatomiques 50
Conclusion 52

QUATRIÈME PARTIE

*LES CLADODES DE L'*ASPARAGUS MEDEOLOIDES

CHAPITRE XII. **Historique** 53
A) Dénomination des rameaux foliacés 53
B) Interprétations 53
Conclusion 55

CHAPITRE XIII. **Observations personnelles sur les cladodes de l'*Asparagus medeoloides* et essai d'interprétation** 55
A) Morphologie des cladodes 55
B) Anatomie des cladodes de l'*Asparagus medeoloides* 56
C) Modifications de la structure des cladodes par l'acide gibbérellique 57
D) Action de la lumière 59
E) Discussion et essai d'interprétation 59
Conclusion 61

CINQUIÈME PARTIE

LES MOUVEMENTS RÉVOLUTIFS

CHAPITRE XIV. **Historique** 62
A) Les premières recherches 62
B) Les travaux de DARWIN 62
C) Les recherches de A. TRONCHET et de ses collaborateurs 63
Conclusion 65

CHAPITRE XV. **Méthodes d'observation et d'analyse des mouvements révolutifs** 65
A) Méthodes de DARWIN 65
B) Méthode de WIESNER 65
C) Méthode de TEODORESCO 66
D) Méthode de GRADMANN 66
E) Méthodes proposées par A. TRONCHET 66
F) Méthodes diverses 67
Conclusion 68

CHAPITRE XVI. **Mouvements révolutifs de la première feuille assimilatrice de *Bulbine annua*** 68
A) Historique 68
B) Recherches personnelles 69
C) Essai d'interprétation et discussion 71
Conclusion 72

CHAPITRE XVII. **Morphologie et anatomie des tiges volubiles de l'*Asparagus medeoloides*. Comparaison avec la structure des tiges non volubiles** 73
A) Historique rapide 73
B) Recherches personnelles 74
Conclusion 80

CHAPITRE XVIII. **Les mouvements révolutifs de la tige de l'*Asparagus medeoloides*** 80
A) Historique 80
B) Recherches personnelles 81
Conclusion 86

RÉCAPITULATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS 87
BIBLIOGRAPHIE 90

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

LA DISSÉMINATION DES ESPÈCES VÉGÉTALES

VU ET ACCEPTÉ

Les membres du jury

A. TRONCHET
A. QUANTIN
G. LEGRAND

VU ET APPROUVÉ

Besançon, le 8 mars 1965

Le Doyen de la Faculté des Sciences

R. JACQUEMAIN

VU ET PERMIS D'IMPRIMER

Besançon, le 10 mars 1965

Le Recteur, Président du Conseil de l'Université

H. GAUTHIER

MANUSCRIT DÉPOSÉ le 30 août 1965

N. THÉOBALD

Directeur des Annales scientifiques de l'Université de Besançon

IMPRIMERIE MARCEL BON
70 - VESOUL D.L. 1220. 15-12-65
IMPRIMÉ EN FRANCE